SHOUT
SHARE
IT

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 39, Hefte 1—4, 1988 ISSN 0006-7172

Dank des Schriftleiters

Nach den Richtlinien der Bonner zoologischen Beiträge wurden alle eingereichten Manuskripte einer fachlichen Begutachtung unterzogen. Für die Bände 38 (1987) und 39 (1988) haben die folgenden Kolleg(inn)en einen oder mehrere Texte begutachtet: W. F. H. Ansell, W. Böhme, A. Brosset, K. Busse, M. Chvála, R. van den Elzen, M. Genoud, U. Joger, W. von Koenigswald, F. Krapp, K.-H. Lampe, B. Leisler, J. Niethammer, G. Nikolaus, G. Nobis, G. Peters, G. Rheinwald, H. Roer, K.-H. Schuchmann, D. Stüning, H. Ulrich, P. Vogel, H. E. Wolters. Für ihre Mitarbeit sei allen herzlich gedankt. Die formale und sprachliche Bearbeitung der Texte lag weitgehend in den Händen von Frau H. von Issendorff. Ohne ihre ehrenamtliche Mitarbeit wäre die Herausgabe des vorliegenden Bandes nur unter großen Schwierigkeiten möglich gewesen.

Vom Band 39, 1988, erschienen

Heft 1	**(p. 1—76)**	**10. März 1988**
Heft 2—3	**(p. 77—264)**	**6. September 1988**
Heft 4	**(p. 265—426)**	**30. November 1988**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1, Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006—7172

Inhalt des 39. Bandes

Andrén, C., siehe Nilson, C.
Bates, P. J. J.: Systematics and zoogeography of *Tatera* (Rodentia: Gerbillinae) of north-east Africa and Asia ... 265
Böhme, W., siehe Klaver, C.
Carrascosa, M. C. & N. López-Martínez: The house mouse from a prehistoric site in Fuerteventura (Canary Islands, Spain) ... 237
Castién, E., siehe López-Fuster, M. J.
Claußen, C. & M. C. D. Speight: Zur Kenntnis von *Cheilosia vulpina* (Meigen, 1822) und *Cheilosia nebulosa* Verral, 1871 (Diptera, Syrphidae) ... 19
Craig, A. J. F. K.: The timing of moult, morphology, and an assessment of the races of the Redwinged Starling ... 347
Delgado, G., siehe Nogales, M.
Doadrio, I.: Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes ... 113
Dreyer, W.: Zur Ökologie der Hochmoorlibellen ... 147
Emmerson, K., siehe Nogales, M.
Fritz, B., siehe Ulrich, W.
Fritz, J. P., siehe Ulrich, W.
Fritz, J. P. & F. Schütte: Agamen aus der Arabischen Republik Jemen ... 103
Fuchs, D., siehe Joger, U.
Gosálbez, J., siehe López-Fuster, M. J.
Harrison, D. L., siehe Hutterer, R.
Hebauer, F.: Hydrophiloidea aus Namibia (Coleoptera; Hydrophilidae, Spercheidae) 153
Heitland, W.: Untersuchungen an Parasitoiden von Dipteren im Strandanwurf der Kieler Förde ... 129
Hutterer, R. & D. L. Harrison: A new look at the shrews (Soricidae) of Arabia 59
Joger, U., A. Teynié & D. Fuchs: Morphological characterization of *Vipera wagneri* Nilson & Andrén, 1984 (Reptilia: Viperidae), with first description of the males 221
Kemp, A. C.: The systematics and zoogeography of Oriental and Australasian hornbills (Aves: Bucerotidae) ... 315
Klaver, C. & W. Böhme: Systematics of *Bradypodion tenue* (Matschie, 1892) (Sauria: Chamaeleonidae) with a description of a new species from the Uluguru and Uzungwe Mountains, Tanzania ... 381
Kumerloeve, H.: Zur Brutsituation des Weißstorchs, *Ciconia ciconia*, in Anatolien (Stand 1987) ... 361
Lehmann, E. von: Bemerkungen zu zwei Rehschädeln aus dem Elburs-Gebirge, Iran 229
Löhrl, H.: Zur Taxonomie, Brutbiologie und Mauser der Schmuckmeise *Parus venustulus* Swinhoe, verglichen mit *Sylviparus modestus* und *Parus ater* ... 7
López-Fuster, M. J., E. Castién & J. Gosàlbez: Reproductive cycle and population structure of *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Insectivora, Soricidae) in the northern Iberian Peninsula ... 163
López-Martínez, N., siehe Carrascosa, M. C.
Lüps, P., siehe Schmid, P.
Martín, A., siehe Nogales, M.
Nilson, G. & C. Andén: *Vipera transmediterranea*, a new subspecies of viper from North Africa, with remarks on the taxonomy of *Vipera lebetina* and *Vipera mauritanica* (Reptilia: Viperidae) ... 371
Nogales, M., A. Martín, G. Delgado & K. Emmerson: Food spectrum of feral cat (*Felis catus*) in the juniper woodland on El Hierro (Canary Islands) ... 1
Oberli, U., siehe Reumer, J. W. F.
Pfau, H. K. & B. Schroeter: Die akustische Kommunikation von *Platystolus martinezi* (Bolívar) — ein schnelles Antwort-Rückantwort-System (Orthoptera, Tettigoniidae, Ephippigerinae) ... 29

L
72Z
H

Reumer, J. W. F. & U. Oberli: Shrews (Mammalia: Soricidae) from a Bronze Age deposit in Cyprus, with the description of a new subspecies 305
Schmid, P. & P. Lüps: Zur Bedeutung von Wespen (Vespidae) als Nahrung des Dachses (*Meles meles* L.) 43
Schroeter, B., siehe Pfau, H. K.
Schütte, F., siehe Fritz, J. P.
Seegers, L.: Ein neuer Rivulide aus Bolivien: *Rivulus bolivianus* n. sp. (Pisces: Cyprinodontiformes: Rivulidae) 171
Speight, C. D., siehe Claußen, C.
Tendeiro, J.: Etudes sur les *Colpocephalum* (Mallophaga, Menoponidae) parasites des Falconiformes I. Groupe *zerafae* Price & Beer 77
Teynié, A., siehe Joger, U.
Uhmann, G.: Die Anthicidae der Sammlung Johann Klapperich (Coleoptera) 395
Ulrich, H.: Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea) 179
Ulrich, W., B. Fritz & J. P. Fritz: Durchflußzytophtometrische DNA-Bestimmung bei ausgewählten Amphibien- und Reptilien-Arten 49
Yoshimoto, H.: A new *Epipsestis* (Lepidoptera, Thyatiridae) and records of some allies from China based on the Höne collection 409
Buchbesprechungen 73, 257, 417
Mitteilungen 263

Verzeichnis der neuen Taxa im 39. Band

Mammalia: Soricidae
Crocidura ***arabica*** Hutterer & Harrison n. sp. 64
Crocidura ***somalica dhofarensis*** Hutterer & Harrison n. subsp. 68
Crocidura ***suaveolens praecypria*** Reumer & Oberli n. subsp. 308

Reptilia: Chamaeleonidae
Bradypodion ***oxyrhinum*** Klaver & Böhme n. sp. 389

Reptilia: Viperidae
Vipera ***lebetina transmediterranea*** Nilson & Andrén n. subsp. 372

Pisces: Rivulidae
Rivulus ***bolivianus*** Seegers n. sp. 172

Insecta: Anthicidae
Formicomus ***klapperichi*** Uhmann n. sp. 399
Tomoderus ***bimaculatus*** Uhmann n. sp. 396
Tomoderus ***klapperichi*** Uhmann n. sp. 397

Insecta: Hydrophilidae
Enochrus (*Methydrus*) ***capucinus*** Hebauer n. sp. 158
Enochrus (*Methydrus*) ***meineli*** Hebauer n. sp. 159
Helochares (*Helocharimorphus*) ***maculatus*** Hebauer n. sp. 157

Insecta: Thyatiridae
Epipsestis ***stueningi*** Yoshimoto n. sp. 409

Insecta: Menoponidae
Colpocephalum ***berigorae*** Tendeiro n. sp. 97
Colpocephalum ***subzerafae*** Tendeiro n. sp. 88
Colpocephalum ***subzerafae exiguum*** Tendeiro n. subsp. 96
Colpocephalum ***zerafae biarmicus*** Tendeiro n. subsp. 86

QL
1
B72Z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
MAY 12 1988
LIBRARIES

Band 39, Heft 1, 1988 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 1—6	Bonn, März 1988

Food spectrum of the feral cat (*Felis catus* L., 1758) in the juniper woodland on El Hierro (Canary Islands)[1]

Manuel Nogales, Aurelio Martín, Guillermo Delgado
& Keith Emmerson

Abstract. The diet of feral cats inhabiting a juniper woodland on the island of El Hierro (Canary Islands) has been studied by analyzing 248 scats. A total of 1029 prey items have been identified indicating that the introduced mammals (*Oryctolagus cuniculus*, *Mus* sp. and *Rattus* sp.) constitute the basis of the diet appearing in 88.3 % of the samples and representing 85.4 % of the consumed biomass. *Mus* sp. is the most frequently captured prey but in terms of biomass, *Oryctolagus cuniculus* is the fundamental basis of the diet as has similarly been found in other areas studied. Birds can be regarded as alternative prey resources of some importance though they only account for 8 % of the biomass with Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*), contributing practically half this value. Reptiles appear in 44.3 % of the scats but only represent 5.9 % of the biomass, *Gallotia galloti caesaris* being the most frequently captured species (64.1 %). Insects, (mainly Orthoptera & Coleoptera), despite their high frequency of apparition (45.5 % of scat groups), are insignificant due to their small size, though worthy of note is the large number of larvas of *Pimelia laevigata*.

Key words. Diet, *Felis catus*, juniper woodland, Canary Islands.

Introduction

Domestic cats have been taken by man to many parts of the world and have frequently become feral. This phenomenon has occurred on islands, even those that are uninhabited.

The introduction of a predator such as the feral cat into an island community can have serious effects on the numerous potential prey as it is well known that cats are generalized predators with a dietary spectrum that, at any specific time ot the year, depends on food availability (Marshall 1961; Coman & Brunner 1972; Heidemann 1973; Jones 1977).

Birds, especially seabirds, have suffered the impact of this alien predator and numerous examples of population declines, local extinctions and some total extinctions of species are documented (Dilks 1979; Moors & Atkinson 1984; Veitch 1985), although Fitzgerald & Karl (1979) have shown that feral house cats are primarily predators of small mammals, mainly rodents and rabbits.

In the Canary Islands, feral cats[2] inhabit all the main islands (including the smallest, La Graciosa) and unfortunately have recently been introduced on the islet of Alegranza where there exist the highest congregation of breeding seabirds in the archipelago.

---

[1] This paper was presented at 5th Colloquium on Ecology and Taxonomy of African Small Mammals, Rogate, England, August 1987.

[2] It is worth mentioning that in an aboriginal archaeological deposit located in the north of Tenerife, bone fragments, (a left mandible with a canine tooth and an isolated lower right canine tooth), have been found that could possibly correspond to *Felis margarita*, though absolute confirmation is still needed (Sarrion Montañana 1985).

On the nearby archipelago of Madeira, where the composition of the breeding seabird community is similar to that of the Canaries, several species of Procellariiformes such as *Calonectris diomedea*, *Bulweria bulwerii* and *Oceanodroma castro*, have been found to form part of the diet of the feral cats on Deserta Grande (Cook & Yalden 1980).

In this paper, we have attempted to analyze the food spectrum of the feral cat in a slightly modified primigenial habitat on the island of El Hierro.

Study area

The island of El Hierro with an area of 278 km² is the smallest and westernmost of the seven main islands that compose the Canary Archipelago (Fig. 1). This fact together with its recent volcanological genesis — considered the youngest with datations of 3 million years (Schmincke 1976) — endow the island with a marked personal character.

The scat samples utilized in the present study were collected in a juniper woodland (*Juniperus phoenicea*) localized in the western sector of the island (400—600 m a. s. l.) (Fig. 1).

The vegetation of this area corresponds to an open woodland, the juniper trees exhibiting a characteristic bent-over form as a consequence of the high incidence of strong winds that blow in a NE—SW direction. An extensive shrubbery of *Cistus monspeliensis*, *Euphorbia obtusifolia*, *Rubia fruticosa*, *Micromeria hyssopifolia* and *Asphodelus aestivus* constitutes the understory throughout most of the area though towards the lower reaches, one finds floristic elements of the lower xerophytic zone such as *Schizogyne sericea* and *Kleinia neriifolia.*

In the Canary Islands, the areas of juniper woodland have undergone a notable regression during the last centuries, La Gomera and El Hierro being the only two islands that still conserve formations of any reasonable extension.

Material and methods

The study material comprising 248 scats was collected on the 10th and 11th October, 1986. Because each scat consists of several segments and an individual prey item can appear in various segments, difficulties are encountered in quantifying the actual number of prey (Delibes 1980). Therefore the scats were analyzed according to the groups in which they were found and their contents, in all cases, were treated as a single sample (Jones 1977; Dilks 1979). In total, the 248 scat groups contained 647 segments, the minimum per group being 1 and the maximum 7, the average corresponding to 2.6. Each scat segment was immersed in water and the contents separated out. Individual prey species were identified by comparing the scat material with that of a reference collection deposited in the Zoology Department of La Laguna University. Teeth and various bones were used to identify mammals; bones and feathers for birds; bones and scales for reptiles; mainly mandibles for insects although in some instances, elytra and other distinctive fragments were used.

The results are presented in the form of percentage of total prey, frequency of occurrence of each prey in the scat groups and percentage of biomass. Biomass values were obtained by utitilizing the average weight of a series of trapped individuals for birds, reptiles and insects or, as in the case of mammals, recurring to bibliographic sources (Yalden 1977). However, with respect to large prey species such as rabbits, Cory's shearwaters, rock doves and undetermined nonpasserines that constitute more than the daily food intake, we have followed the criteria of Fitzgerald & Karl (1979) assigning a biomass of 170 g.

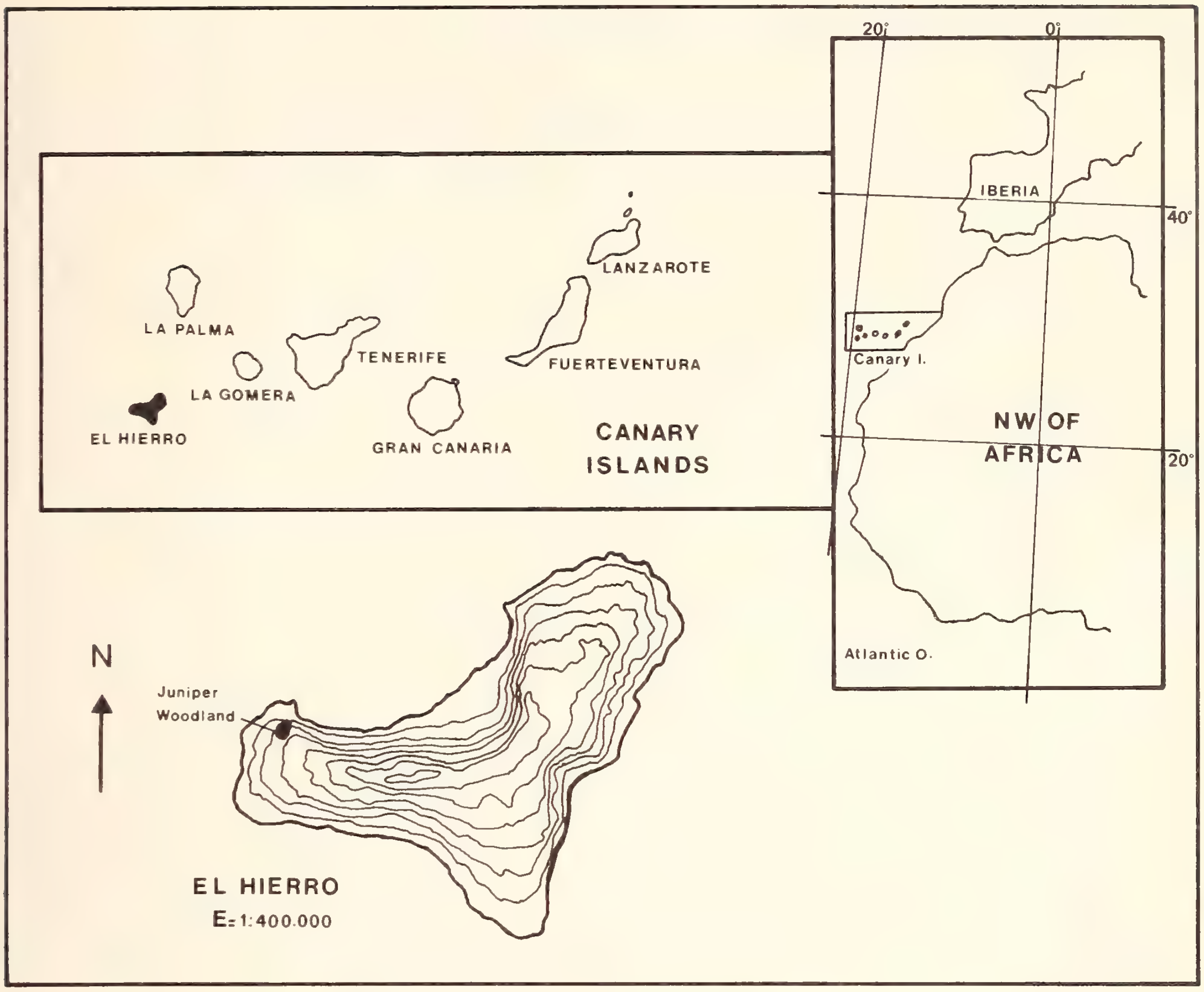

LA PALMA
TENERIFE
LA GOMERA
EL HIERRO
GRAN CANARIA
LANZAROTE
FUERTEVENTURA
CANARY ISLANDS
20°
0°
IBERIA
40°
Canary I.
NW OF AFRICA
20°
Atlantic O.
N
Juniper Woodland
EL HIERRO
E: 1:400.000

Fig. 1: Localization of the study area.

Results and discussion

The analysis of the scats yielded a total of 1029 prey items (Tab. 1).

The dietary spectrum of the feral cats in the study area is based mainly on introduced mammals (rabbits, mice & rats) which appear in 88.3 % of the scat groups and represent 85.4 % of the consumed biomass.

With a frequency of occurrence of 61.3 %, the rabbit constitutes the fundamental prey accounting for 71.1 % of the total diet biomass.

The dietary dependance of feral cats on *Oryctolagus cuniculus* when this species is abundant, has been indicated in various publications. For example on Macquarie Island (Subantarctic), rabbit remains were found in 82 % of scats and 71 % of gut samples (Jones 1977). Rabbits are also important components of the diet of *Felis catus* in semideveloped and developed areas of agricultural land of Victoria (Australia) (Coman & Brunner 1972) and in the pine forest of Gran Canaria, Canary Islands (Santana et al. 1986). On Kerguelen (Subantarctic), rabbits appeared in 35 % (1970), 71.9 % (1976) and 49.2 % (1977) of the stomachs analyzed (Derenne 1976; Pascal 1980).

As regards the Muridae, it is interesting to note that mice (*Mus* sp., probably *musculus*) represent an important complementary contribution to the biomass (11.5 %) being furthermore, the most frequently captured species (20.6 %) appearing

Table 1: Results of scat analysis (∗ biomass less than 0.1 %).

Prey species	No.	% Frequency	No. Scat groups	Group frequency	% Biomass
Oryctolagus cuniculus	154	15.0	152	61.3	71.1
Mus sp.	212	20.6	122	49.2	11.5
Rattus sp.	17	1.6	17	6.8	2.8
Total Mammals	383	37.2	219	88.3	85.4
Calonectris diomedea	8	0.8	8	3.2	3.6
Columba livia	2	0.2	2	0.8	0.9
Non-passerines indet.	6	0.6	6	2.4	2.8
Anthus bertheloti	1	0.1	1	0.4	∗
Phylloscopus collybita	3	0.3	2	0.8	∗
Sylvidae indet.	2	0.2	2	0.8	∗
Serinus canaria	2	0.2	2	0.8	∗
Passerines indet.	7	0.7	7	2.8	0.3
Total Birds	31	3.0	33	13.3	8.0
Gallotia galloti caesaris	154	15.0	93	37.5	4.2
Chalcides viridanus viridanus	60	5.8	37	14.9	1.2
Tarentola boettgeri hierrensis	26	2.5	20	8.1	0.5
Total Reptiles	240	23.3	110	44.3	5.9
Orthoptera:					
Tettigoniidae indet.	43	4.2	24	9.7	0.2
Gryllidae indet.	68	6.6	41	16.5	∗
Acrididae indet.	6	0.6	6	2.4	∗
Dermaptera:					
Forficulidae:					
Anisolabis maxima	66	6.4	33	13.3	∗
Coleoptera:					
Scarabaeidae:					
Oryctes nasicornis	2	0.2	2	0.8	∗
Pachydema sp.	1	0.1	1	0.4	∗
Scarabaeidae indet.	2	0.2	2	0.8	∗
Tenebrionidae:					
Pimelia laevigata costipennis					
(Ad)	19	1.8	10	4.0	∗
(larvas)	155	15.1	26	10.5	0.4
Hegeter sp.	2	0.2	2	0.8	∗
Lepidoptera indet.	9	0.9	9	3.6	∗
Hymenoptera indet.	2	0.2	2	0.8	∗
Total Insects	375	36.4	113	45.5	0.8

in half of the total number of scats. On the other hand, rats (probably *Rattus rattus*) are infrequent prey (1.6 %) accounting for less than 3 % of the biomass.

In other regions studied, the proportion of mice is usually low (Heidemann 1973; Jones op. cit.; Van Aarde 1980; Santana et al. op. cit.), or either of variable importance owing to annual fluctuations (Fitzgerald & Karl 1979) or to the degree of alteration of the habitat (Coman & Brunner op. cit.). Rats apart from some exceptions (Jones op. cit.; Santana et al. op. cit.), can constitute the principal prey (Marshall 1961; Dilks 1979; Fitzgerald & Karl op. cit.). On Stewart Island (New Zealand) where there is neither *Mus* nor *Oryctolagus cuniculus*, rats (*Rattus exulans*, *R. rattus* and *R. norvegicus*) were found in 93 % of the scats collected and represented 79.7 % of the total weight of food taken (Karl & Best 1982).

Bird remains have been found in 13.3 % of the scats accounting for 8 % of the consumed biomass of which nearly half corresponds to *Calonectris diomedea.* These results are similar to those found by Fitzgerald & Karl (op. cit.), although it is well known that birds, especially seabirds, can be heavily predated (Jones op. cit.; Marshall op. cit.; Stonehouse 1962; Derenne op. cit.; Fitzgerald & Veitch 1985; Rauzon 1985; Veitch 1985).

Reptiles (all endemic) are captured more frequently than birds, appearing in 44.3 % of the scat groups. However, due to their small size, their contribution to the biomass is small, 5.9 %. The species most frequently captured is the lizard *Gallotia galloti,* though skinks and geckos are also eaten. Furthermore, it is interesting to mention that cats have been considered to be one of the principal potential predators of the large endemic lizard, *Gallotia* aff. *simonyi* whose small and restricted population is seriously endangered (Machado 1985).

In other areas studied, reptiles usually appear in the diet of feral cats in low proportions (Coman & Brunner op. cit.; Heidemann 1973; Fitzgerald & Veitch op. cit.; Rauzon op. cit.), moreover, their frequency of occurrence being related to a latitudinal gradient (Fitzgerald in litt.).

Insects are frequently captured (36.4 % of the total prey) appearing in 45.5 % of the scat groups but owing to their very small size, their contribution to the biomass (0.8 %) is insignificant. Orthoptera and tenebrionid Coleoptera, especially larvas of *Pimelia laevigata* (41.3 % of the insect total), are the most heavily predated groups.

Finally, it is of interest to point out the presence of vegetal material; plant fibres in 42.7 % of the samples analyzed and seeds in 16.9 %. The majority of the latter correspond to those of *Juniperus phoenicea* and *Rubia fruticosa.*

Acknowledgements

The authors would like to express their gratitude to A. Quintero for his valuable assistance in the recollection of scats and to Dr. B. M. Fitzgerald for revising and providing constructive comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Die Nahrung von Hauskatzen in einem natürlichen Wacholderbestand der Insel Hierro (Kanarische Inseln) wurde durch Analyse von 248 Kotproben ermittelt. Insgesamt wurden 1029 Beuteobjekte identifiziert. Sie zeigen, daß eingeschleppte Säugetiere (*Oryctolagus cuniculus, Mus* sp., *Rattus* sp.) mit einem Anteil von 88.3 % bzw. 85.4 % der Biomasse die Nahrungsgrundlage der Katzen darstellen. Mäuse werden am häufigsten gefangen, aber in Bezug auf die Biomasse ist das Kaninchen die wichtigste Beute, ähnlich wie in anderen untersuchten Inselregionen. Vögel haben eine gewisse Bedeutung als Alternativbeute, machen aber nur 8 % der Biomasse aus, davon die Hälfte *Calonectris diomedea.* Reptilien, hauptsächlich *Gallotia galloti caesaris,* wurden in 44.3 % der Kotproben gefunden und stellen 5.9 % der Biomasse. Insekten (überwiegend Orthoptera und Coleoptera) sind trotz häufigen Auftretens (in 45.5 % der Proben) aufgrund ihrer Kleinheit unbedeutend, doch ist die große Zahl der verzehrten Larven des Käfers *Pimelia laevigata* bemerkenswert.

References

Coman, B. J. & H. Brunner (1972): Food habits of the feral house cat in Victoria. — J. Wildl. Manage. 36: 848—853.

Cook, L. M. & D. W. Yalden (1980): A note on the diet of feral cats on Deserta Grande. — Bocagiana 52: 1—4.

Delibes, M. (1980): El Lince Ibérico. Ecología y comportamiento alimenticio en el Coto Doñana, Huelva. — Doñana Acta Vertebrata 7: 9—128.

Derenne, P. (1976): Notes sur la biologie du chat haret de Kerguelen. — Mammalia 40: 531—595.

Dilks, P. J. (1979): Observations on the food of feral cats on Campbell Island. — N. Z. J. Ecol. 2: 64—66.

Fitzgerald, B. M. (in press): The domestic cat: the biology of its behaviour. Ed. D. C. Turner & P. Bateson. Cambridge University Press. Cambridge UK & New York.

— & B. J. Karl (1979): Food of feral house cats (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington. — N. Z. J. Zool. 6: 107—126.

— & C. R. Veitch (1985): The cats of Herekopare Island, New Zealand; their history, ecology and effects on birdlife. — N. Z. J. Zool. 12: 319—330.

Heidemann, G. (1973): Weitere Untersuchungen zur Nahrungsökologie „wildernder" Hauskatzen (*Felis sylvestris* f. *catus* L., 1758). — Z. Säugetierkunde 38: 216—224.

Jones, E. (1977): Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.) (Carnivora: Felidae) on Macquarie Island. — Aust. Wildl. Res. 4: 249—262.

Karl, B. J. & H. A. Best (1982): Feral cats on Stewart Island; their foods, and their effects on Kakapo. — N. Z. J. Zool. 9: 287—294.

Machado, A. (1985): New data concerning the Hierro Giant Lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands). — Bonn. zool. Beitr. 36: 429—470.

Marshall, W. H. (1961): A note on the food habits of feral cats on Little Barrier Island, New Zealand. — N. Z. J. Sci. 4: 822—824.

Moors, P. J. & Atkinson (1984): Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity. — In: Croxall, J. P., P. G. H. Evans & R. W. Schreiber (eds.): Status and Conservation of the World's Seabirds. ICBP Technical Publ. No. 2: 667—690.

Pascal, M. (1980): Structure et dynamique de la population de chats harets de l'archipel des Kerguelen. — Mammalia 44: 161—182.

Rauzon, M. J. (1985): Feral cats on Jarvis Island: Their effects and their erradication. — Atoll Res. Bull. 282: 1—30.

Santana, F., A. Martin & M. Nogales (1986): Datos sobre la alimentación del gato cimarrón (*Felis catus* Linnaeus, 1758) en los montes de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). — Vieraea 16: 113—117.

Sarrion Montañana, J. (1985): Restos faunísticos de la Cueva de D. Gaspar. Icod de los Vinos (Tenerife). — Noticiario Arqueológico Hispánico 20: 361—362.

Schmincke, V. (1976): The geology in the Canary Islands. — In: Kunkel, G. (ed.): Biogeography and Ecology in the Canary Islands. pp. 67—184. W. Junk Publ., The Hague.

Stonehouse, B. (1962): Ascension Island and the British Ornithologists' Union Centenary expedition. — Ibis 103: 107—123.

Van Aarde, R. J. (1980): The diet and feeding behaviour of feral cats, *Felis catus* at Marion Island. — S. Afr. J. Wildl. Res. 10: 123—128.

Veitch, C. R. (1985): Methods of erradicating feral cats from offshore islands in New Zealand. — In: Moors, P. J. (ed.): Conservation of Island Birds. ICBP Technical Publ. No. 3: 125—141.

Yalden, D. W. (1977): The identification of remains in owl pellets. — An occassional publication of the Mammal Society. London. 8 pp.

Manuel Nogales, Aurelio Martín, Keith Emmerson, Dpto Zoología, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias. — Guillermo Delgado, Museo Insular de Ciencias Naturales, 38080 Santa Cruz de Tenerife, Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 7—17	Bonn, März 1988

Zur Taxonomie, Brutbiologie und Mauser der Schmuckmeise *Parus venustulus* Swinhoe, verglichen mit *Sylviparus modestus* und *Parus ater*

Hans Löhrl

Abstract. The systematic position of *Parus venustulus* is problematical, but the species is usually placed close to the Coal Tit *P. ater.* However, comparison of the juvenile and female plumages reveals some relationship with *Sylviparus. P. venustulus* is slightly heavier than *P. ater;* data on breeding biology match those of other *Parus* species, but *P. venustulus* nestlings have longer down, the fledging period is shorter, behavioural development is faster, and the juvenile moult slower, lasting from August to December. *P. venustulus* is, like *P. ater,* a food-hoarder. There are differences in the courtship behaviour of these two species. An unusual feature is a partial moult in which the male's throat assumes nuptial plumage before the breeding season. *Parus venustulus* must surely be related to the subgenus *Periparus,* but also shows clear links with *Sylviparus.* ¹)

Key words. Aves, Paridae, *Parus venustulus,* aviculture, taxonomy, sexual dimorphism, moult, China.

Einleitung

Bei dieser kleinen asiatischen Meisenart zeigt schon der deutsche, aber auch der wissenschaftliche Name *„venustulus"* an, daß es sich um einen besonders hübschen Vogel handelt. Bis vor wenigen Jahren standen von der Art, deren Verbreitung auf subtropische Mischlaubwälder in China beschränkt ist (Schäfer 1938), nur wenige Bälge in Museen zur Verfügung. Ihre Stellung im System ist umstritten. Hartert (1910—1922) stellte sie zwischen die Buntmeise *Parus varius* und die Tannenmeise *P. ater.* Vaurie (1959) handelte sie im Anschluß an die Bergkohlmeise *P. monticolus* ab, am Ende der Gattung *Parus.* Hellmayr (1903) beschrieb sie innerhalb der Untergattung *Pardaliparus* hinter der *ater*-Gruppe und vor *P.* (*Sittiparus*) *varius.* Snow (1967) führte *P. venustulus* im Anschluß an *P. ater* auf, vor *P. elegans.* Wolters (1975—1982) stellte *Parus venustulus* in eine Gattung *Periparus,* wo sie in dem „Subgenus *Pardaliparus*" dem Subgenus *Periparus* s. str. mit *P. ater* folgt. Außer Schäfer kannten wohl alle diese Autoren *P. venustulus* nur als Balg, daher sind Beobachtungen am lebenden Vogel angebracht.

Methode

1984 erfuhr ich, daß diese Meise erstmals durch den Zoohandel importiert wurde. Ich erwarb fünf Vögel, es waren durchweg ♀. Erst eineinhalb Jahre später kamen erneut *P. venustulus* über Hongkong in den Handel, so daß ich am 3. 12. 1985 zusätzlich zwei ♂ kaufen konnte. Es handelte sich dabei um einen Jungvogel, der noch nicht voll ins Brutkleid vermausert hatte, und einen voll vermauserten, wahrscheinlich einen Altvogel. Der erstere hatte noch Teile des olivgrünen Jugendgefieders auf dem Oberkopf. Beide ♂ hatten — wohl vom Fang mit Vogelleim — verklebte Stellen am Großgefieder, waren also noch nicht lange in Gefangenschaft.

---

¹) Für die Übersetzung danke ich Mr. M. Wilson, Oxford.

Alle sieben Vögel verbrachten den Winter gemeinsam in einer Zimmervitrine, wo sie sich als sozial und friedlich erwiesen. Am 8. 5. 1986 brachte ich das aktivste ♀ und das wohl mehrjährige ♂ in eine Voliere auf einer regengeschützten Terrasse. Näheres über Haltung und Zucht der Schmuckmeisen habe ich anderswo dargestellt und durch Farbaufnahmen belegt. (Löhrl 1987).[2]

Die tägliche Beobachtung vor allem dieses Paares ermöglichte Einblicke in das Verhalten, die Nahrungsauswahl sowie die Balz und das Brutverhalten. Anschließend konnten die Aufzucht und das Verhalten der Jungvögel sowie deren Mauser beobachtet werden.

Zur Überprüfung möglicher Verwandtschaftsbeziehungen zu *P. ater* zog ich zusammen mit den jungen *P. venustulus* einen *P. ater* auf, der am gleichen Tag geschlüpft war und unter völlig identischen Bedingungen aufwuchs.

Morphologische Merkmale

Alters- und Jugendkleid

Ein im Vergleich mit anderen *Parus*-Arten auffallendes Merkmal dieser Art ist der Sexualdimorphismus. Die ♂ erinnern, von der Seite betrachtet, mit glänzend schwarzem Kopf, weißem Wangen- und Nackenfleck sowie gelber Unterseite an eine Bergkohlmeise, *P. monticolus.* Die weißen Flügelbinden fallen inmitten der schwarzen Deckfedern der Flügel stark auf (Abb. 1).

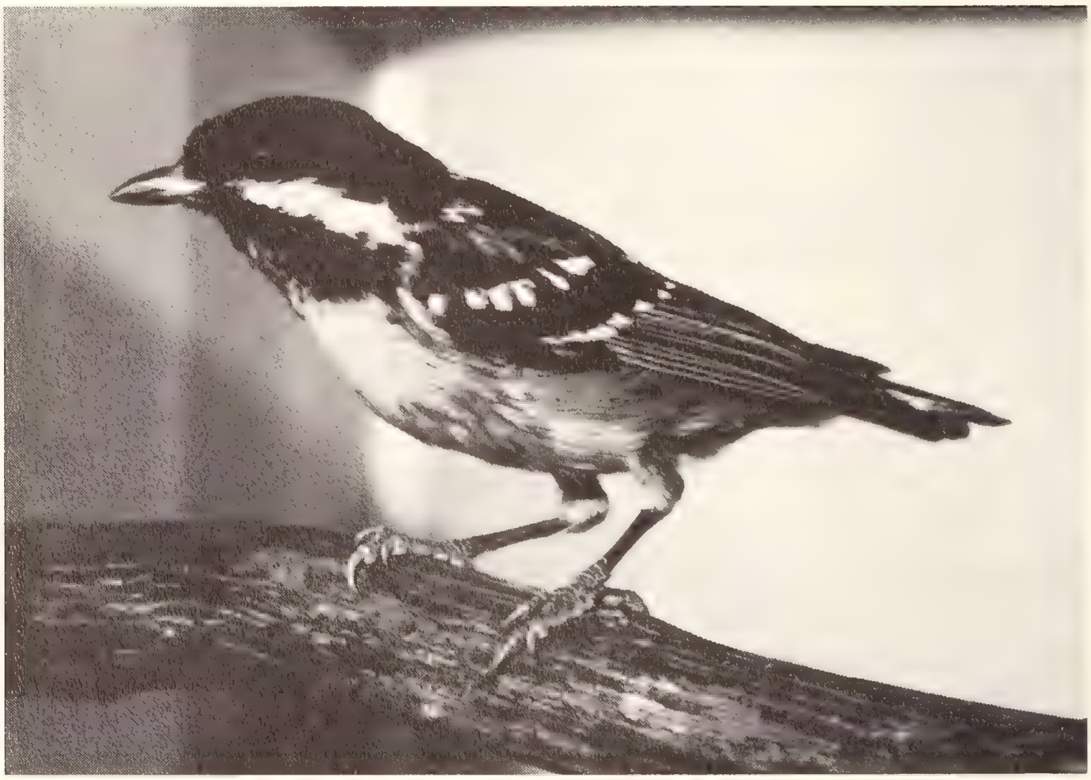


Abb. 1: Adultes ♂ von *Parus venustulus.*

Im Gegensatz dazu sind die ♀ und die Jungvögel auf der Oberseite olivgrün, die schwarze Kopfzeichnung fehlt völlig. Diese Vögel machen einen unscheinbaren Eindruck. Fast alle Systematiker stellen die Art in die Nähe der Tannenmeise *P. ater.* Die Ursache dafür liegt wohl vor allem in der Größe, dem weißen Nackenfleck und den beiden weißen Flügelbinden.

---

[2] Sonderdrucke können beim Autor angefordert werden.

Die Färbung der Jungvögel wies auffallende Ähnlichkeiten auf mit Laubsängern, vor allem dem Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix.* Ähnliches gilt jedoch auch für den scheinbar isolierten *Sylviparus modestus,* „a dubious member of this group" nach Mayr & Amadon 1951 (Löhrl 1981).

Im Vergleich mit *P. ater* war der kurze Schwanz ein weiterer deutlicher Unterschied und erinnerte wiederum an *Sylviparus.* Der Schwanz mißt nach Hartert (1910—1922) bei *P. venustulus* 36—37 mm, bei *P. ater* 45—48 mm und bei *Sylviparus* 35—38 mm. Hellmayr (1903) gibt für *P. venustulus* die Schwanzlänge mit 33 mm, für *P. ater* mit 41—50 mm, für *Sylviparus modestus* mit 36—40 mm an.

Hartert beschreibt als weiteres Kennzeichen von *Sylviparus,* die Federn des Oberkopfs seien „zu einer vollen, aber nicht zugespitzten Haube verlängert". Genau das gilt auch für *Parus venustulus* (Abb. 2). Diese Haube zeigt sich bei jeder Art von Erregung, vor allem bei den ♀; bei den ♂ fällt sie beim Balzverhalten auf. Ein weiteres Merkmal macht Ähnlichkeiten zwischen *Sylviparus* und *Parus venustulus* deutlich: Hartert gibt für die Jungen von *P. venustulus* (aber nicht für die ♀) an: „Über den Augen ein kurzer, gelblicher Superciliarstreif". Dieser Streifen ist auch noch bei den mehrjährigen ♀ sichtbar. Bei den *P. venustulus*-♂ ist dieser Streifen von den schwarzen Kopffedern verdeckt, aber bei der Jugendmauser bis kurz vor Mauserende sichtbar. Denselben sonst für Meisen untypischen Streifen besitzt jedoch auch *Sylviparus modestus;* nach Hartert ist es bei dieser Art „ein schmaler, kurzer, von den Haubenfedern mehr oder minder verdeckter Superciliarstreif".

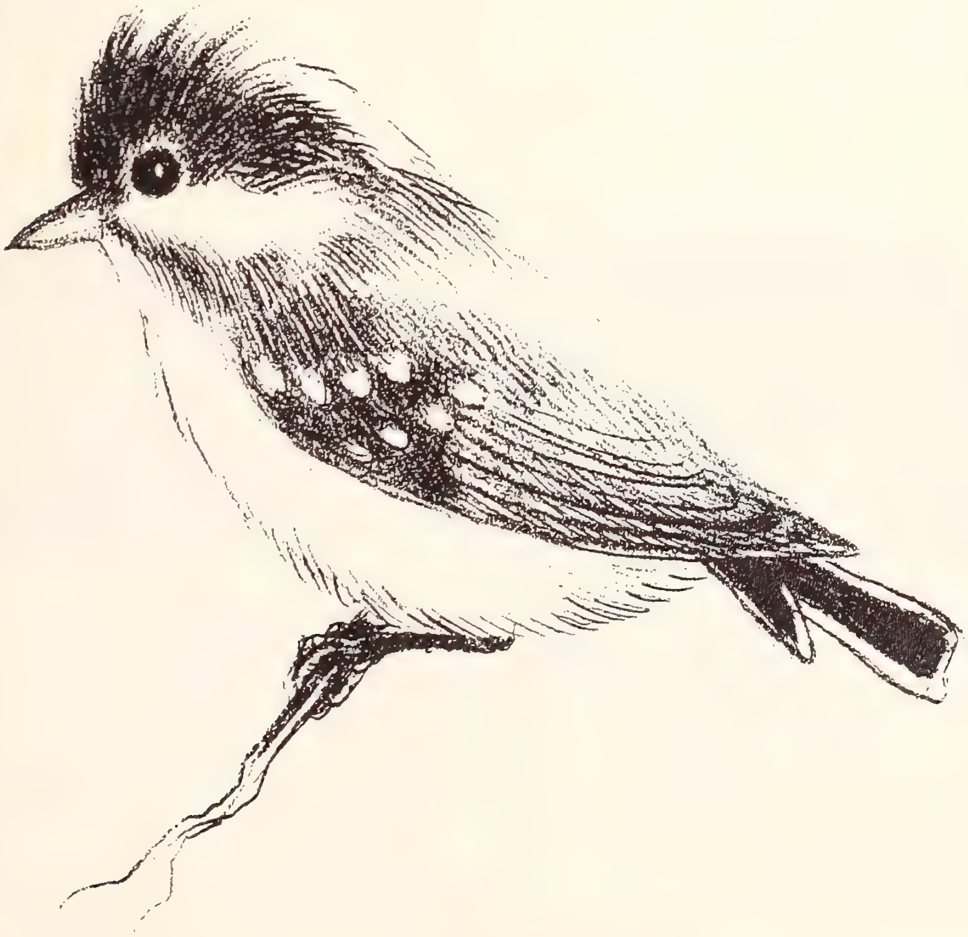


Abb. 2: ♀ mit hochgestelltem Kopfgefieder bei Erregung. — Zeichnung C. Ziegler.

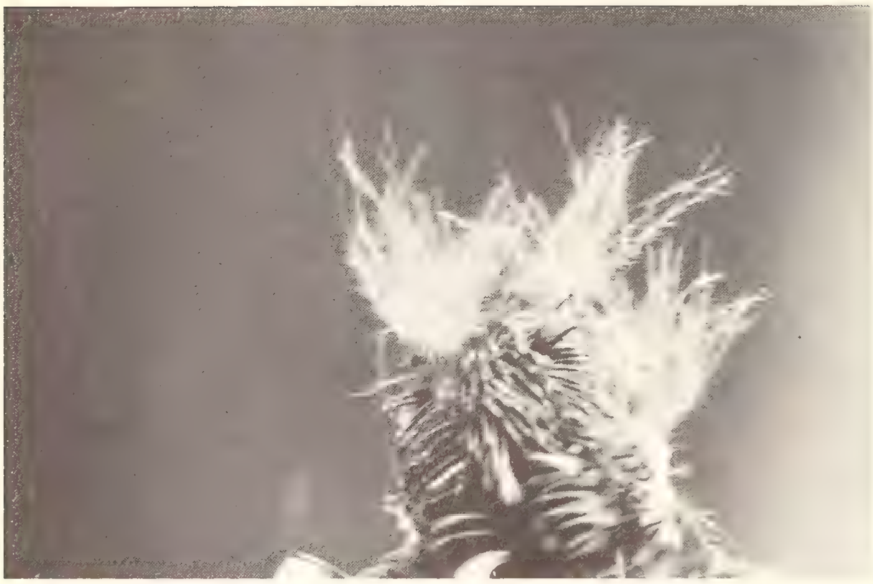


Abb. 3: Extrem lange Kopfdunen eines achttägigen Jungvogels, von hinten gesehen.

Nestlingskleid

Deutliche Unterschiede ergaben sich beim Vergleich der Nestjungen mit den Jungen einheimischer Meisenarten. Die Daunen sind dichter und länger als die der Tannenmeise (Abb. 3 und 4). Das Kleingefieder entwickelt sich langsamer. Bei zehntägigen jungen *P. venustulus* sind Rücken und Köpfe noch nicht befiedert, während bei *P. ater* wie auch bei *P. major* im gleichen Alter der Oberkopf schon dunkel erscheint und das Rückengefieder entwickelt ist.

Die Kiele der Handschwingen öffnen sich nicht wie bei *P. ater* am 10. Lebenstag, sondern schon am 9. Tag.

Der Schnabel ist bei den jungen *P. venustulus* weniger gelb, dagegen ist die gelbe Unterseite von befiederten Nestlingen bei *P. venustulus* viel kräftiger gefärbt als bei *P. ater.* Diese Merkmale ermöglichten es, die Jungvögel beider Arten in jeder Phase zu unterscheiden.

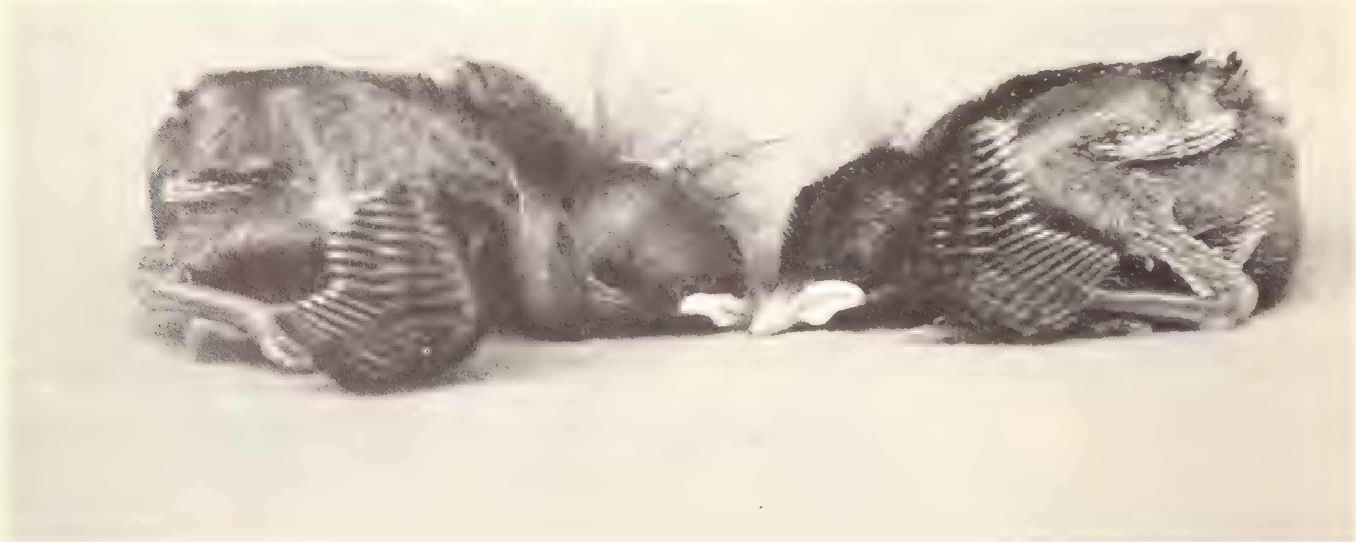


Abb. 4: Jungvögel am sechsten Lebenstag: links *P. venustulus*, rechts *P. ater.*

Gewichte

Das Gewicht erwachsener Schmuckmeisen ist etwas höher als das der Tannenmeisen; es betrug bei zehn Vögeln im Durchschnitt zwischen 10,0 und 11,0 g. Tannenmeisen wogen in der Brutzeit 8,5 bis wenig über 10 g.

5 Eier eines Frischgeleges von *P. venustulus* wogen durchschnittlich 1,28 g (1,23—1,34 g). Sie maßen 16,1x12,28 mm (15,5—16,9x12,0—12,5 mm). Nach Schönwetter/Meise (1980) maßen 6 Eier 16,7x12,7 mm.

Im Vergleich dazu wogen 130 unbebrütete Eier der Tannenmeise aus Südwestdeutschland im Durchschnitt 1,14 g, doch erreichten die Durchschnittsgewichte der Eier einzelner Gelege 1,30 g.

Zur Brutbiologie

Höhlenwahl

Die Brut findet nach Étchécopar & Hüe (1983) in Baum- und Felshöhlen statt. Obwohl danach der Verdacht bestand, daß die Schmuckmeise Höhlen nicht selbst herstellt, bot ich meinen Vögeln zwei Möglichkeiten an: eine mit Sägespänen und Mehl-Masse aufgefüllte Holzbetonhöhle, wie sie sich bei *P. montanus* und *P. cristatus* zum Selbstaushacken bewährt hatte (Löhrl 1982), sowie eine von *P. cristatus* ausgehackte Höhle dieser Art. Das Flugloch hatte einen Durchmesser von 26 mm, wie ihn *P. ater* bevorzugt (Löhrl 1977).

Die Schmuckmeisen schienen sich für keine der beiden Höhlen zu interessieren, ich sah nie, daß sie sich an eines der Fluglöcher anhängten. Nach 6 Tagen tauschte ich die Vorderwand der ausgehackten Höhle aus und ersetzte sie durch eine solche mit 34 mm Fluglochdurchmesser.

Umgehend besichtigten die Meisen diese Höhle, indem sie vom Flugloch aus ins Innere schauten. Das ♂ hämmerte sogar einige Male zaghaft an den Kanten des Höhleneingangs. Am folgenden Tag schlüpften beide Vögel kurzfristig ein.

Zeigen

Wie wohl bei den meisten Höhlenbrütern demonstrieren die ♂ die Bruthöhle durch auffallendes Verhalten den ♀. Dies tat das ♂ erstmals zwei Tage nach der ersten Besichtigung der Höhle. Das ♂ blickte, am Flugloch hängend, auffallend nach dem ♀, schlüpfte ein, worauf das ♀ folgte. Das ♂ kam sofort wieder heraus, anschließend auch das ♀. Bei weiteren Zeigevorgängen hörte ich aus nächster Nähe von dem ♂ im Inneren der Höhle hohe Töne und, als das ♀ nicht folgte, auch einen „subsong", offenbar als Zeigelaut. Diese Laute waren verschieden von denen zeigender *P. ater*-♂ (vgl. Löhrl 1974a).

Nestbau

Schon am Tag der Einlassung des Paares in die Voliere (8. 5. 1986) galt das Interesse des ♀ dem auf dem Boden liegenden Moos. Es sammelte davon sofort und trug es im Flugkäfig hin und her, ohne die Nisthöhlen zu beachten. Es versuchte, immer neues Moos zusätzlich aufzunehmen und trug z. B. mehr als 10 Minuten lang Moos umher. Dies setzte sich fort bis zur Annahme der Bruthöhle, aber auch dann wagte das ♀ tagelang nicht, mit dem sperrigen Moos einzuschlüpfen. Dies geschah erst 5 Tage nach der Annahme der Höhle. Von da an baute das ♀ zügig.

Balzfüttern

Noch am Tag, an dem die Nisthöhle erstmals bezogen wurde, versuchte das ♂ dem

♀ eine Spinne abzujagen. Am folgenden Tag bot ich zwei Spinnen an: das ♂ überbrachte beide dem ♀. Dies war der Beginn des Balzfütterns.

Auch bei dieser Art wurde das ♀ nur mit hochwertigem Eiweiß, mit Spinnen, Raupen, Wespenlarven, Ameisenpuppen oder auch Blattläusen gefüttert (vgl. Löhrl 1974a). Fehlte solches Futter längere Zeit, so suchte das ♂ eifrig im Moos nach Nahrung und brachte am Ende, wenn es nichts Entsprechendes fand, dem ♀ ein „Ersatzobjekt", ein Stückchen Holz, etwas Moos oder ein Laubblatt. Das ♀ verweigerte meist die Annahme; manchmal nahm es auch das Stück und ließ es fallen. Bei der Übergabe war oft ein Fütterlaut des ♂ zu hören, vor allem, wenn das ♀ nicht annahm. War dieses jedoch bereit, ertönte manchmal ein kurzer Bettel(?)laut. Auch vibrierte das ♀ zeitweise leicht, aber mit hoher Flügelfrequenz.

Nach Ablage des zweiten Eies erfolgte erstmals eine Fütterung in der Höhle. Dabei blieb das ♂ im Flugloch sitzen und reichte das Futter nach unten.

Am ersten Bruttag wurde häufig gefüttert, in der Höhle oder auch außerhalb, wenn das ♀ Pause machte; in 30 Min. gab es achtmal Futter. Als ich nach längerer Pause wieder große Ameisenpuppen anbot, fütterte das ♂ sechsmal hintereinander, bevor es selbst einige nahm. Bei Fütterung in der Höhle erfolgte vorher stets eine kurze gegenseitige Stimmfühlung, aber am häufigsten wurde gefüttert, wenn das ♀ außen war, so am dritten Bruttag in einer Stunde 23mal, in der das ♀ nur 14 Min. brütete. Am 8. Bruttag sah ich erstmals das ♂ ganz in die Höhle einschlüpfen.

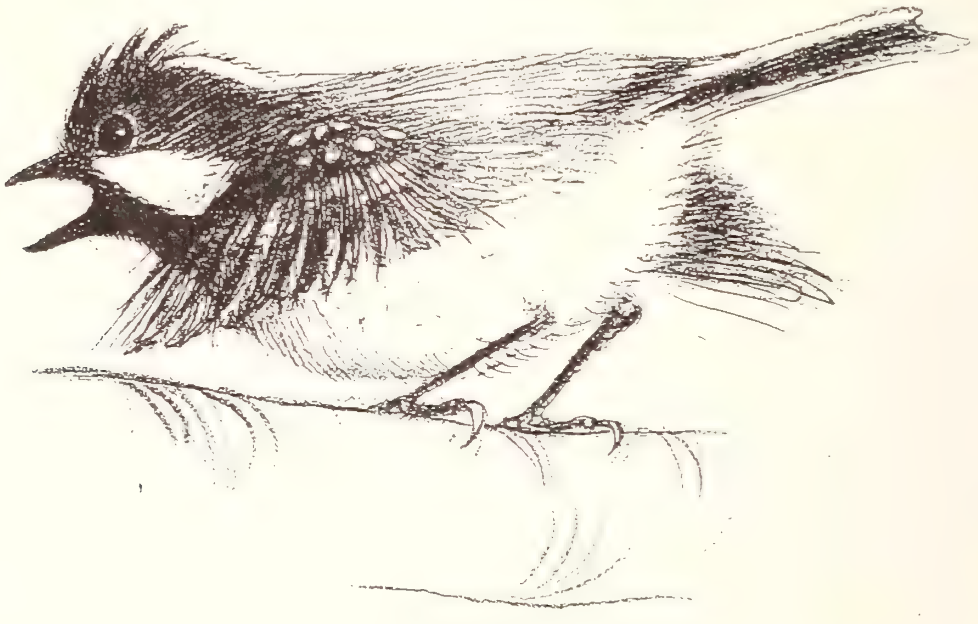


Abb. 5: Typische Balzhaltung des ♂. — Zeichnung C. Ziegler.

Balzstellung

Bei der Balz sind die vibrierenden Flügel weit abgespreizt, der tief gehaltene Kopf mit hochgestellten Scheitelfedern ist meist vorgestreckt und der Schnabel weit geöffnet. Der Kopf bildet mit dem Rücken und den Flügeln eine Ebene, der Schwanz wird manchmal etwas höher gehalten, manchmal auch weit gespreizt. Oft, aber trotz weit geöffnetem Schnabel nicht immer, wird diese Stellung begleitet von sehr hohen, schwirrenden Tönen. Der Schnabel ist auffallend lange, bis zu 15 Sek., geöffnet (Abb. 5). Beim häufig anschließenden aggressiven Hetzen des ♀ ist der Schnabel des ♂ jedoch nicht geöffnet.

Die Intensität des Balzverhaltens wechselt. Wenn sie gering ist, kann der Schnabel geöffnet und der Kopf tief gehalten sein, ohne daß die Flügel gespreizt werden, doch sieht man leichte Vibration.

Erste Teile der Balzbewegung ließen die männlichen Jungvögel schon lange vor Ende der Jugendmauser, anfangs September, erkennen, wobei z. B. spontan der Schnabel geöffnet wurde. Von Januar an wurden dann häufig die artgleichen ♀ in der Voliere mit voller Intensität angebalzt.

Kopulation

Während bei *Parus ater* und anderen europäischen Meisenarten normalerweise die ♀ zur Paarung auffordern, habe ich dies bei *Parus venustulus* nie gesehen. Die Kopulationen fanden, soweit ich sie sah, stets in Form einer Vergewaltigung statt, im Anschluß an verschiedene Phasen des Balzverhaltens. Die ♀ wehrten entsprechende Versuche zunächst ab, entweder durch Flucht oder durch Picken in die Schnabelgegend, manchmal auch durch defensives kurzes Schnabelöffnen.

Eiablage, Brutbeginn, Brut und Brutdauer

Die Eiablage erfolgte täglich. Die Brut begann nach Ablage des 6. = letzten Eies, doch verschwand das ♀ schon am Vortag wiederholt einige Zeit in der Bruthöhle. Möglicherweise hatte die Bebrütung schon eingesetzt, zum mindesten in der Nacht. Die Jungen schlüpften am 13. Tag nach Ablage des 6. Eies, also nach gut 12tägiger Bebrütung.

Jungvögel

Die Jungvögel entwickelten sich normal, doch gab es am 3. Tag Probleme, da die Altvögel nur regelmäßig fütterten, wenn das erforderliche Lebendfutter in dauernder Abwechslung geboten wurde. Um die Jungvögel nicht zu gefährden und eine natürliche Ernährung zu gewährleisten, nahm ich sie weg und übergab sie einer freilebenden Tannenmeise, die genau gleichalte Junge hatte.

Am 10. Lebenstag, als die Jungen das Gewicht der Altvögel erreicht hatten, nahm ich sie, zusammen mit einer gleichaltrigen Tannenmeise, zur Handaufzucht ins Haus, wo sie sich in einer Kunsthöhle gut entwickelten. Wenn sie dort aus irgendeinem Grund erschraken, zischten sie, wie das einheimische Jung- und Altmeisen in der Bruthöhle zu tun pflegen. Damit war diese Verhaltensweise für eine weitere Meisenart nachgewiesen (vgl. Thielcke 1968). Am 17. Lebenstag, also mit etwas mehr als 16 Tagen, verließen die *Parus venustulus*-Jungen ihre Höhle und waren flugfähig, ein für Meisen ungewöhnlich früher Termin. Die Tannenmeise, die ich als „Nestgeschwister" beigegeben hatte, machte keinerlei Versuche, auszufliegen, obwohl sie nun allein im Nest saß. Sie gab noch immer umhäuteten Kot in gewohnter Weise durch Hochheben des Hinterkörpers ab. Erst zweieinhalb Tage später verließ auch sie das Nest, blieb jedoch in der Entwicklung vieler Verhaltensweisen um etwa drei Tage hinter den Schmuckmeisen zurück. Die *P. venustulus* nahmen schon zwei Tage nach dem Ausfliegen Falter (Noctuiden) auf, hielten sie mit den Zehen fest und zerlegten und verzehrten sie in kleinen Teilen. Dazu kam noch typisches Neugierverhalten, wobei alle möglichen Objekte ergriffen und beklopft wurden; auch dieses Verhalten wie auch die weitere Entwicklung zeigten eine raschere Reifung, als wir eine solche jemals bei anderen Meisenarten (*Parus palustris, montanus, lugubris, cinctus, cristatus, ater, monticolus, major*) feststellen konnten.

Diese Schmuckmeisen waren extrem sozial. Auch die ♂ jagten sich nur selten einmal. Die Vögel nahmen einander jederzeit Nahrung ab, selbst wenn diese schon unter den Zehen bearbeitet wurde. Nie hat sich so eine Meise gewehrt; lediglich, wenn es sich um einen Leckerbissen, etwa eine Spinne, handelte, floh sie damit.

Mauser

Jahresmauser, Jugendmauser

Grundlegende Unterschiede im Vergleich zu anderen in dieser Hinsicht bekannten Meisen zeigten sich bei der Mauser. Solche betreffen nicht nur den Mauserbeginn oder die Dauer der Jugendmauser; es war ja zu erwarten, daß bei einem im subtropischen Klima lebenden Vogel dafür kein Zeitdruck besteht wie bei Zugvögeln oder Vögeln, die bei Winterbeginn vermausert sein müssen, was einen raschen Ablauf und eine kurze Dauer der Mauser nötig macht. So begann der gleichaltrige *P. ater* früher mit der Jugendmauser (anfangs August) und beendete sie rascher (9. September) als die jungen Schmuckmeisen.

Bei den *P. venustulus*-Jungen waren am 25. 8. erneuerte Flügeldecken erkennbar; damit waren die Vögel, soweit sie kontrastreiche schwarze Federn hatten, als ♂ zu identifizieren.

Die weitere Mauser verlief sehr schleppend. Am 9. 9. waren die ersten Federn am Kopf erneuert, doch war der Oberkopf noch am 7. 11. nicht schwarz, sondern nur bei einem der drei jungen ♂ waren Teile schwarz, und die olivgrüne Fläche war aufgeteilt; bei den beiden anderen war der ganze Oberkopf noch olivgrün. Am 23. 11. war das eine der ♂ fertig vermausert, nur der Superciliarstreifen war nicht völlig bedeckt. Bei den zwei anderen waren Teile des Oberkopfs immer noch nicht vermausert. Erst in der ersten Dezemberwoche trugen alle das volle Männchenkleid (Abb. 1).

Daß dieser unerwartet langsame Gefiederwechsel nicht etwa gefangenschaftsbedingt war, ergibt sich daraus, daß eines der am 3. 12. 1985 erworbenen, frisch gefangenen (vom Fang noch mit Vogelleim verschmierten) ♂ noch einen teilweise unvermauserten Oberkopf hatte und damit noch als Jungvogel zu erkennen war.

Teilmauser ins Brutkleid

Auffallend bei den jungen ♂ war die weiße Kehle mit leichtem Grauton, die sich deutlich von der gelben Unterseite abhob. Bei dem mindestens ein Jahr älteren importierten ♂ war die Kehle während der Vollmauser schon Ende August nicht mehr schwarz, sondern größtenteils grauweiß vermausert. Schon am 28. 7. war ein weißer Fleck an der schwarzen Kehle ein Zeichen beginnender Mauser gewesen. Beim Kauf des vermutlich mehrjährigen ♂ anfangs Dezember 1985 hatte dieses jedoch eine weitgehend schwarze Kehle. Es zeigte sich dann, daß bei diesem ♂ die im August grauweiß vermauserte Kehle schon im Lauf des Novembers erneut schwarz vermausert wurde.

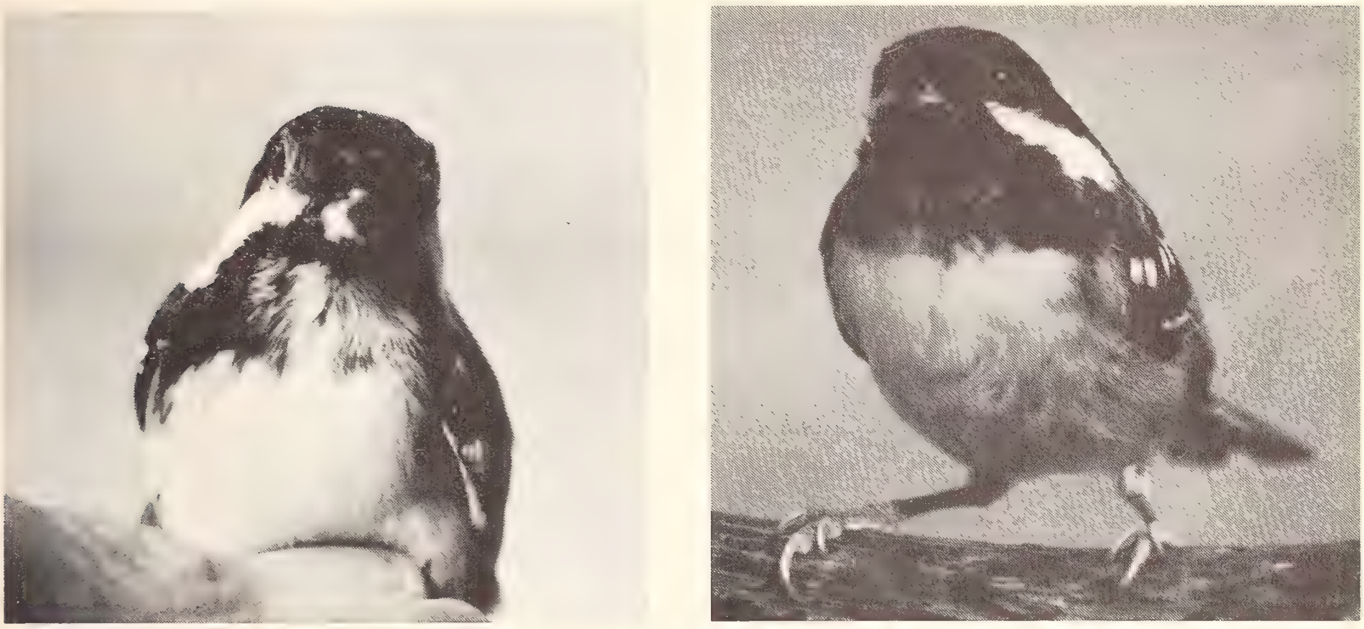


Abb. 6 (links): ♂ zu Beginn der Teilmauser ins Brutkleid.
Abb. 7 (rechts): ♂ mit nahezu voll vermauserter Kehle und Brust.

Bei den jungen ♂, geschlüpft 1986, begann Mitte Januar 1987 die Kehle, beginnend an der Schnabelunterseite, zunehmend schwarz zu werden. Im Februar/März war die Kehle aller ♂ schwarz, wenn man von vereinzelten weißen Federchen im unteren Teil absieht (Abb. 6 und 7). *Parus venustulus* legt also mit dieser Teilmauser ein Brutkleid an, das die nur etwa drei Monate lang vorhandene grauweiße Kehle wieder schwarz werden läßt.

Ähnliches gibt es bei den bisher bekannten Meisenarten nicht; von den wie *P. venustulus* zur Untergattung *Pardaliparus* gehörenden zwei weiteren Arten, *P. elegans* und *P. amabilis*, ist Näheres über die Mauser nicht bekannt. Eine Teilmauser ins Brutkleid wird bei verwandten europäischen Singvögeln nur vom Mauerläufer, *Tichodroma muraria*, durchgeführt, der gleichfalls die Kehle im Frühjahr in einer Teilmauser umfärbt (Löhrl 1974b).

Diskussion

Zur Beurteilung möglicher verwandtschaftlicher Beziehungen sollten stets nicht nur die am weitesten differenzierten ♂ herangezogen werden, sondern auch die Jungvögel im Jugendkleid, vor allem in Anbetracht der oft bedeutenden Unterschiede des Gefieders bei den Geschlechtern. Beachtung verdienen bei der Schmuckmeise dabei Merkmale, die auch für *Sylviparus modestus* gelten: eine für Meisen ungewöhnliche Färbung, nämlich eine olivgrüne Ober- und gelbe Unterseite, ein gelblicher Superciliarstreifen über dem Auge, ein auffallend kurzer Schwanz und haubenartig verlängerte Scheitelfedern. Auch in der Größe entsprechen sich diese beiden Arten, deren Beziehungen zu den übrigen Arten der Gattung *Parus* jeweils unklar sind.

Außergewöhnlich ist bei *Parus venustulus*, im Gegensatz zu *P. ater*, der bei Meisen einzigartige Sexualdimorphismus, der sich nach einer extrem lang andauernden Jugendmauser entwickelt, und vor allem die zusätzliche Teilmauser der ♂ ins Brutkleid. Zwischen diesem Brutkleid von *P. venustulus* und der Gefiederfärbung und -zeichnung der Kohlmeisen-Gruppe, vor allem der Bergkohlmeise *P. monticolus*, bestehen Ähnlichkeiten, doch ist der Größenunterschied bedeutend. Vaurie (1959) hat diese beiden Arten hintereinander abgehandelt.

Bei den Verhaltensmerkmalen gibt es jedoch wichtige Unterschiede: Die Schmuckmeisen sind, ähnlich wie Tannenmeisen, eifrige Vorratssammler, ganz im Gegensatz zur Gruppe der Kohlmeisen und deren Verwandten; weder *P. major*, *P. monticolus* noch *P. xanthogenys*, die Kronenmeise, haben bei der Volierenhaltung bzw. -zucht Vorräte gesammelt.

Die Schmuckmeisen haben in vielen Fällen die versteckte Nahrung zusätzlich bedeckt. Bei *P. ater* wurde das Bedecken versteckter Nahrung nur in wenigen Fällen in Großbritannien festgestellt (nach Haftorn 1956), während es bei in der Voliere gehaltenen Tannenmeisen nicht beobachtet wurde (Löhrl 1974a). Dies hat jedoch der mit den *P. venustulus*-Jungen zusammen aufgezogene *P. ater*-Jungvogel in der Voliere auch getan, vermutlich angeregt durch das Vorbild der fünf überlegenen Volierengenossen. Daß Verstecktes auch bedeckt werden kann, ist also bei der Tannenmeise im Verhaltensinventar durchaus vorhanden. Bei anderen Verhaltensweisen ergab sich jedoch keinerlei Ähnlichkeit der Schmuck- mit den Tannenmeisen. Außer den Gesangsstrophen erinnerten auch viele Lautäußerungen nicht an die von *P. ater*.

Das Balzverhalten verlief völlig andersartig.

Ein wichtiger Hinweis auf nicht besonders nahe Verwandtschaftsbeziehungen war auch die Tatsache, daß die weibliche Tannenmeise, die gemeinsam mit den *P. venustulus*-Jungen aufgezogen wurde und immer dieselbe Voliere teilte, niemals von den *P. venustulus*-Meisen als Artgenossin behandelt wurde. Keines der drei ♂ machte jemals einen Versuch, diese Meise entweder als Konkurrentin zu verfolgen oder sie als ♀ zu umwerben. Die Tannenmeise wurde einfach ignoriert, auch in einem Stadium, als die beiden weiblichen Schmuckmeisen von ihren drei Brüdern unausgesetzt angebalzt bzw. belästigt wurden.

Die Tannenmeise war den *P. venustulus* unterlegen. Wenn ich Futter mit der Hand reichte, um die Zahmheit der Vögel zu erhalten, erschien die Tannenmeise stets als letzte, auch badete sie immer erst, wenn dies alle Schmuckmeisen getan hatten. Verfolgt wurde sie von den sehr sozialen Schmuckmeisen jedoch nicht.

Parus venustulus dürfte, wohl schon in Anbetracht des isolierten Vorkommens in China, eine urtümliche Meise sein, was schon Voous (1977) vermutet hat mit der Bemerkung „could be at the root of the *P. ater*-group". Beziehungen zur *Periparus*-Gruppe sind nicht zu übersehen; aber es gibt auch Verbindungen zu *Sylviparus*, der damit nicht mehr so isoliert erscheint wie bisher angenommen.

Zusammenfassung

Die systematische Stellung von *Parus venustulus* ist problematisch, doch wird diese Art meist in die Nähe der Tannenmeise gestellt. Ein Vergleich des Jugend- und Weibchenkleids ergibt jedoch auch Beziehungen zu *Sylviparus*. *P. venustulus* ist etwas schwerer als *P. ater*; brutbiologische Daten entsprechen denen anderer *Parus-Arten* weitgehend, doch haben *P. venustulus*-Nestlinge längere Dunen, die Nestlingszeit ist kürzer, die Reifung des Verhaltens verläuft rascher, die Jugendmauser dagegen langsamer, sie dauert von August bis Dezember. *P. venustulus* ist, wie *P. ater*, Vorratssammler. Im Balzverhalten unterscheiden sich diese beiden Arten. Auffallend und bisher unbekannt ist auch eine Teilmauser, in der die Kehle der ♂ vor der Brutzeit in ein Brutkleid umgefärbt wird. *Parus venustulus* hat wohl sicher verwandtschaftliche Beziehungen zu der Untergattung *Periparus*, zeigt aber auch deutliche Verbindungen zu *Sylviparus*.

Literatur

Etchécopar, R. D. & F. Hüe (1983): Les Oiseaux de Chine, de Mongolie et de Corea. Passereaux. — Paris.

Haftorn, S. (1956): Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. 2. The Coal Tit (*Parus a. ater* L.). — Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (2), S. 1—52.

Hartert, E. (1910—1922): Die Vögel der paläarktischen Fauna. — Berlin.

Hellmayr, C. E. (1903): Paridae, Sittidae und Certhiidae. — Das Tierreich 18. Lief. Aves. Berlin.

Löhrl, H. (1974a): Die Tannenmeise. — Neue Brehm-Bücherei 472. Wittenberg-Lutherstadt.

— (1974b): Die Frühjahrsmauser des Mauerläufers (*Tichodroma muraria*). — J. Ornithol. 115: 239.

— (1977): Nistökologische und ethologische Anpassungserscheinungen bei Höhlenbrütern. — Vogelwarte 29, Sonderheft: 92—101.

— (1981): Zur Kenntnis der Laubmeise, *Sylviparus modestus*. — J. Ornithol. 122: 89—92.

— (1982): Das Ausmeißeln der Bruthöhle durch einheimische Meisen (*Parus* spp.) und den Kleiber (*Sitta europaea*). — Vogelwelt 103: 121—129.

— (1987): Haltung und Zucht der Schmuckmeise *Parus venustulus*. — Gef. Welt 111: 121—123.

Mayr, E. & D. Amadon (1951): A classification of recent birds. — Am. Mus. Nov. No 1496. New York.

Schäfer, E. (1938): Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet. — J. Ornithol. 86, Sonderheft: 1—349.

Schönwetter, M. (1960ff): Handbuch der Oologie. Lief. 28, 1980, herausgeg. und ergänzt von W. Meise. — Berlin.

Snow, D. W. (1967): In: Check-list of Birds of the World. — Cambridge.

Thielcke, G. (1968): Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. — Beih. d. Vogelwelt 1: 147—164.

Vaurie, C. (1959): The birds of the Palaearctic fauna. — London.

Voous, K. H. (1977): List of recent Holarctic bird species. The passerines. — Ibis 119: 223—250, 376—406.

Wolters, H. E. (1975—1982): Die Vogelarten der Erde. — Hamburg & Berlin.

Dr. Hans Löhrl, Bei den Eichen 5, D-7271 Egenhausen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 19—28	Bonn, März 1988

Zur Kenntnis von *Cheilosia vulpina* (Meigen, 1822) und *Cheilosia nebulosa* Verrall, 1871 (Diptera, Syrphidae)

Claus Claußen und Martin C. D. Speight

Abstract. *Cheilosia conops* Becker, 1894 is synonymized with *C. vulpina* (Meigen, 1822), a neotype for *C. vulpina* is designated. *Cheilosia langhofferi* Becker, 1894 is synonymized with *C. nebulosa* Verrall, 1871. Details of intra-specific variation and new records of the species in question are given.

Key words. Diptera, Syrphidae, *Cheilosia*, new synonyms, intra-specific variation, distribution.

Einleitung

Die Gattung *Cheilosia* umfaßt in der Paläarktis mehr als 290 beschriebene Arten, deren Abgrenzung noch viele Unsicherheiten enthält. Wie für *C. vulpina* und *C. nebulosa* gezeigt werden kann, variieren die Arten in ihrem Areal erheblich, was deren richtiges Verständnis wesentlich erschwert. So wurden für beide hier besprochenen Spezies in der Vergangenheit intraspezifische Phäna als verschiedene Arten beschrieben. Die Synonymie dieser nominellen Arten wird diskutiert.

Ergebnisse

Cheilosia vulpina (Meigen, 1822)

Syrphus vulpinus Meigen, 1822: 292
Cheilosia pigra Loew, 1840: 571 (vgl. Verrall 1901)
Chilosia conops Becker, 1894: 385; syn. n.

C. vulpina wurde von Meigen (l. c.) nach einem Männchen aus England beschrieben; ein zweites Exemplar aus der Umgebung von Stolberg, östlich Aachen („aus hiesiger Gegend"), wird als abweichendes Stück im Anschluß an die Originalbeschreibung erwähnt. Verrall untersuchte 1896 und 1899 das einzige verbliebene Exemplar von *C. vulpina* in coll. Meigen (Paris), erweiterte daraufhin die unvollständige Beschreibung Meigens und synonymisierte *C. pigra* mit *C. vulpina* (vgl. Verall 1901); eine Deutung, der auch Becker (1902) nach Untersuchung des Meigenschen Exemplares zustimmte.

Das einzige heute noch vorhandene Belegexemplar in der Sammlung Meigen (Speight vid.) stammt aus Bayern (Süddeutschland) (vgl. auch Becker 1902: 353) und kann somit kein Syntypus sein. Wir gehen daher davon aus, daß das ursprüngliche Typusmaterial verschollen ist. Für die richtige Deutung dieser und verwandter Arten halten wir die Festlegung eines Neotypus für zweckmäßig.

Wie bereits Loew (1857) für *C. pigra* feststellt, variiert die Art farblich und in der Länge der Behaarung erheblich, wobei die Merkmalsgruppen a) lang pubeszente Fühlerborste, relativ kürzere Körperbehaarung und insgesamt hellere Färbung oder b) kurz pubeszente Fühlerborste, relativ längere Körperbehaarung und insgesamt dunklere Färbung korreliert sein können. Becker (1894) trennt die unter a) fallenden Vertreter als selbständige Art, *C. conops*, von *C. pigra*.

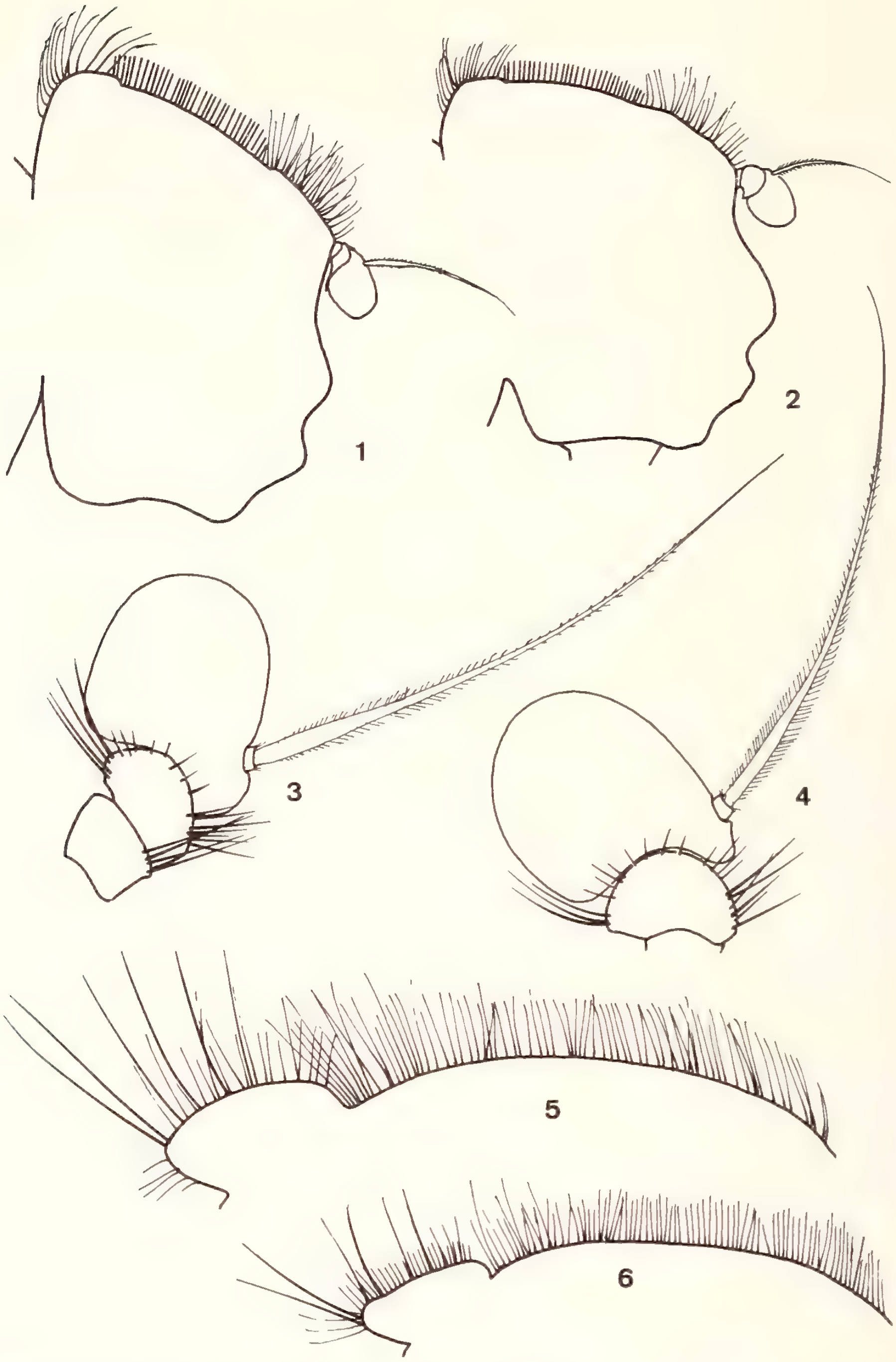


Abb. 1—6: *Cheilosia vulpina*. 1,3,5 ♂ Bulgarien, Rodope; 2,4,6 ♂ Süddeutschland, Bayern. — 1,2 Kopfprofil. — 3, 4 Fühler, von außen. — 5, 6 Mesonotum, lateral.

In dem uns vorliegenden Material gibt es jedoch zahlreiche Überschneidungen zwischen allen für *C. conops* und *C. pigra* verwendeten Differentialmerkmalen; auch die männlichen Genitalien dieser beiden Formen sind identisch, sie unterscheiden sich aber in der Form der Schloßloben deutlich von der ansonsten sehr ähnlichen *Cheilosia barbata* Loew, 1857 (Abb. 14). Wir halten daher *C. vulpina* und *C. conops* für konspezifisch.

Nach den Funddaten gehört die Mehrzahl der bisher unter *C. vulpina* geführten Nachweise zu einer Frühjahrsgeneration, die bisher unter *C. conops* geführten zu einer Sommergeneration. Eine interessante Parallele in der Ausprägung der Generationen gibt es bei *Cheilosia pagana* (Meigen, 1822); beim Vergleich von Individuen der Frühjahrs- und der Herbstgeneration findet sich auch hier die oben dargestellte Merkmalskoppelung.

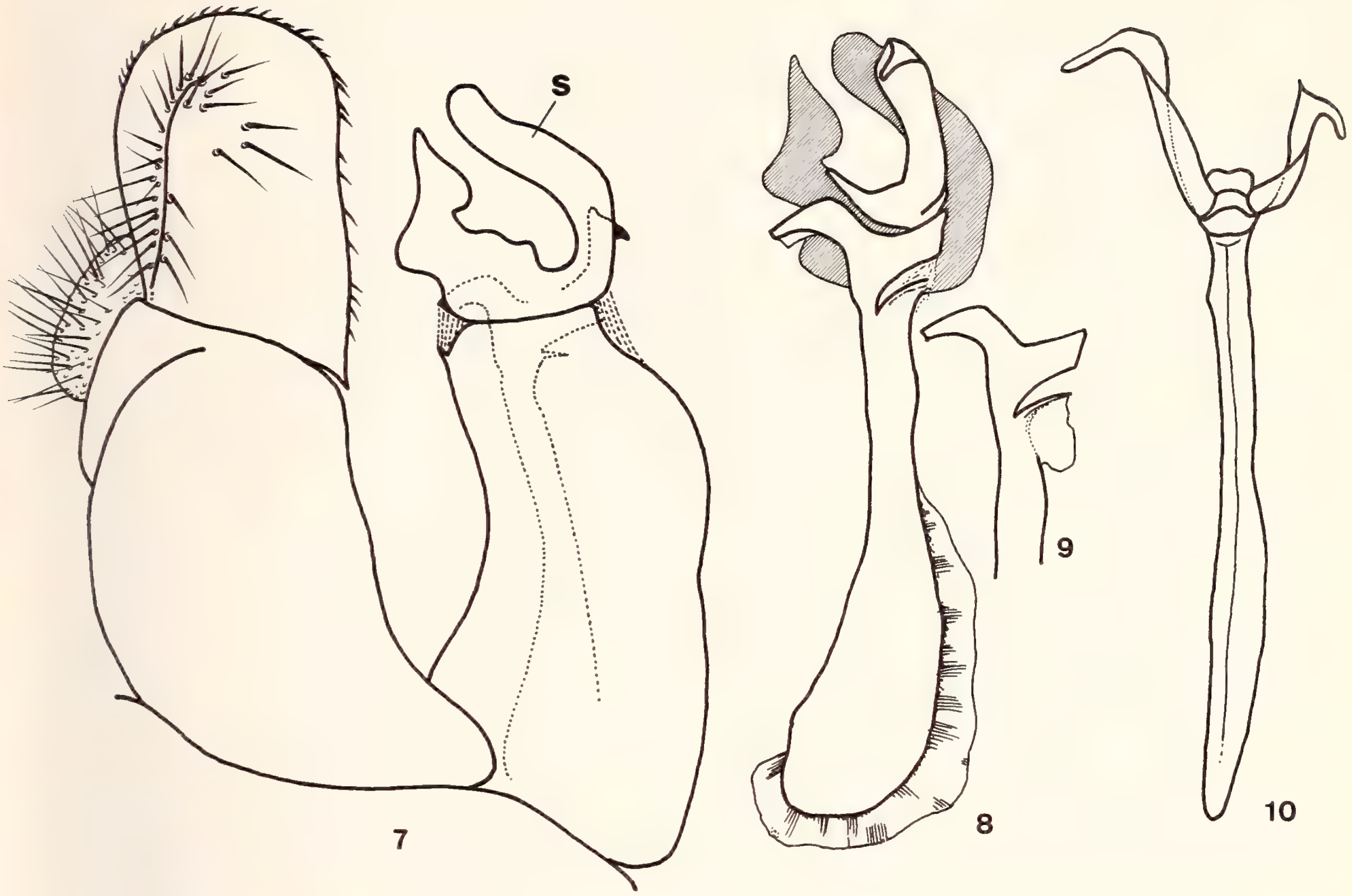


Abb. 7—10: *Cheilosia vulpina*, Genitalien ♂. — 7 Tergit IX und Sternit IX mit akzessorischen Strukturen, lateral (s = Schloßlobus); Syntypus von *C. conops*. — 8, 10 Aedoeagus und akzessorische Strukturen; 8 lateral, 10 ventral; Bulgarien, Rodope. — 9 sustentaculares Apodem, basaler Abschnitt; England, Alfrick.

Variabilität

C. vulpina ist durch die Beschreibung von Loew (1840, 1857, sub nom. *pigra*), Becker (1894, sub nom. *conops*) und Verrall (1901) ausführlich charakterisiert; sie variiert in folgenden Merkmalen:

Männchen. — Kopf im Profil variabel (Abb. 1, 2), Mittelhöcker (von vorn) wenig verbreitert bis breit abgerundet; Gesichtsseiten lang schwarz oder hell und schwarz behaart; Wangen etwa so breit wie das 1. Fühlerglied, hell bestäubt und hell behaart; Augenhaare dicht, bräunlich, in der Länge variabel (Abb. 1, 2); Fühler schwarz bis schwarzbraun, 2. Glied oben gelegentlich düster orange, Fühlerborste basal nicht verdickt, kurz pubeszent (Abb. 3) oder deutlich behaart (Abb. 4). — Thorax: Mittelrücken schwarz glänzend mit bronzefarbenen oder olivbraunen Reflexen, fein punktiert, vorn mit streifenförmiger Bestäubung von unterschiedlicher Ausdehnung und Deutlichkeit; Behaarung annähernd gleichlang, vor dem Scutellum mit einzelnen längeren Haaren (Abb. 5, 6), auf der Vorderhälfte überwiegend bräunlich oder in unterschiedlicher Ausdehnung mit schwarzen Haaren vermischt, auf der hinteren Hälfte und an den Seiten oft überwiegend schwarz; Scutellum mit überwiegend struppiger schwarzer Behaarung oder diese mit hellen Haaren vermischt, oder kurz schwarz und länger hell behaart mit 8—10 schwarzen Randborsten, die mittleren etwa von der Länge des Scutellums. Pleuren mit längeren bräunlichen und schwarzen Haaren; Haarflecken der Sternopleuren durch ein Feld kürzerer Haare verbunden. Beine mit variabler heller Zeichnung; alle f bis auf die Spitze schwarz, t_1 und t_2 gelb mit schwarzem Ring von unterschiedlicher Breite (etwa ⅓—⅔ der t-Länge), t_3 ausgedehnter schwarz, die helle Zeichnung hier gelegentlich undeutlich; Tarsen zumindest auf der Oberseite dunkel, der Metatarsus der p_2 jedoch auch oben gelegentlich hell. Flügelschüppchen schwärzlich, mit dunklem Rand, bis weißlich, mit gelblichem Rand. — Abdomen: Tergite 1—3 oben matt schwarz mit glänzenden Seiten und Vorderecken, Behaarung abstehend (besonders auch auf Tergit 4 — Unterschied zu *C. barbata* Loew!), überwiegend bräunlich, aber Mitte und Hinterränder der Tergite 2—4 in unterschiedlicher Ausdehnung schwarz behaart. Bauch grau bestäubt, lang abstehend bräunlich (insbesondere auf Sternit 4 auch schwarz) und kurz anliegend schwarz behaart. — Genitalien (Abb. 7—13) mit charakteristischen Schloßloben (sensu Gaunitz 1960, = inferior lobes sensu Metcalf 1921), sustentaculares Apodem breit gesäumt, basal gelegentlich mit unterschiedlich deutlich entwickelter Ausbuchtung (Abb. 9); Aedoeagus distal deutlich v-förmig, mit auffällig asymmetrischen Loben (Abb. 10). Größe: Körper 8,9—10,3 mm; Flügel 8—9,4 mm.

Weibchen. — Außer den üblichen Geschlechtsunterschieden dem Männchen ähnlich, aber insgesamt kürzer behaart und heller. — Kopf: Stirn ohne deutliche Mittellängsfurche, überwiegend weißlich behaart, vor dem Ozellendreieck und seitlich in unterschiedlicher Ausdehnung auch schwarze Haare; Mittelhöcker (von vorn) nur wenig in die Breite gezogen. — Thorax: Mittelrücken etwas gröber punktiert als beim Männchen, entweder struppig, schräg abstehend, an den Seiten und vor dem Scutellum weiß, sonst schwarz behaart, oder fast anliegend und überwiegend hell behaart mit variablen Übergängen zwischen diesen beiden Extremen; Scutellum etwas länger, sonst wie der Mittelrücken behaart, Randborsten wie beim Männchen. — Beine: Tibien und Tarsen heller als beim Männchen, t_2 und die drei ersten Tarsenglieder der p_1 und p_2 gelegentlich ganz gelb. — Abdomen: Tergite 2—4 mit deutlichen Binden aus abstehend hellen und anliegend schwarzen Haaren. Bauch grau bestäubt, mit lang abstehenden und kurz anliegenden, überwiegend hellen Haaren. Größe: Körper 9,3—10 mm; Flügel 7,4—9,1 mm.

Ökologie und Verbreitung

C. vulpina bewohnt in Mitteleuropa bevorzugt feuchte Laub- und Mischwälder von der Ebene bis in Lagen von 2500 m Seehöhe. Die Art tritt mit einer Frühjahrs- und einer Sommergeneration auf; Blütenbesuch oft auf weißblühenden Doldengewächsen (*Anthriscus*, *Chaerophyllum*, *Heracleum*, *Meum*) sowie an *Sorbus aucuparia* und *Euphorbia cyparissias*.

Nach den vorliegenden Funden ist *C. vulpina* (zum Teil sub nom. *pigra* und *conops*) in Mitteleuropa und Westsibirien weit verbreitet und dringt, vor allem in höheren Lagen, südlich bis nach Nordostspanien (Gil Collado 1930), Süditalien, Bulgarien und Transkaukasien (Zimina 1960) vor. Die Nordwestgrenze des Areals verläuft durch Nordwestengland (Stubbs & Falk 1983) und Mitteljütland (Torp 1984). Sichere Nachweise aus dem übrigen Skandinavien, aus Irland und den Niederlanden fehlen.

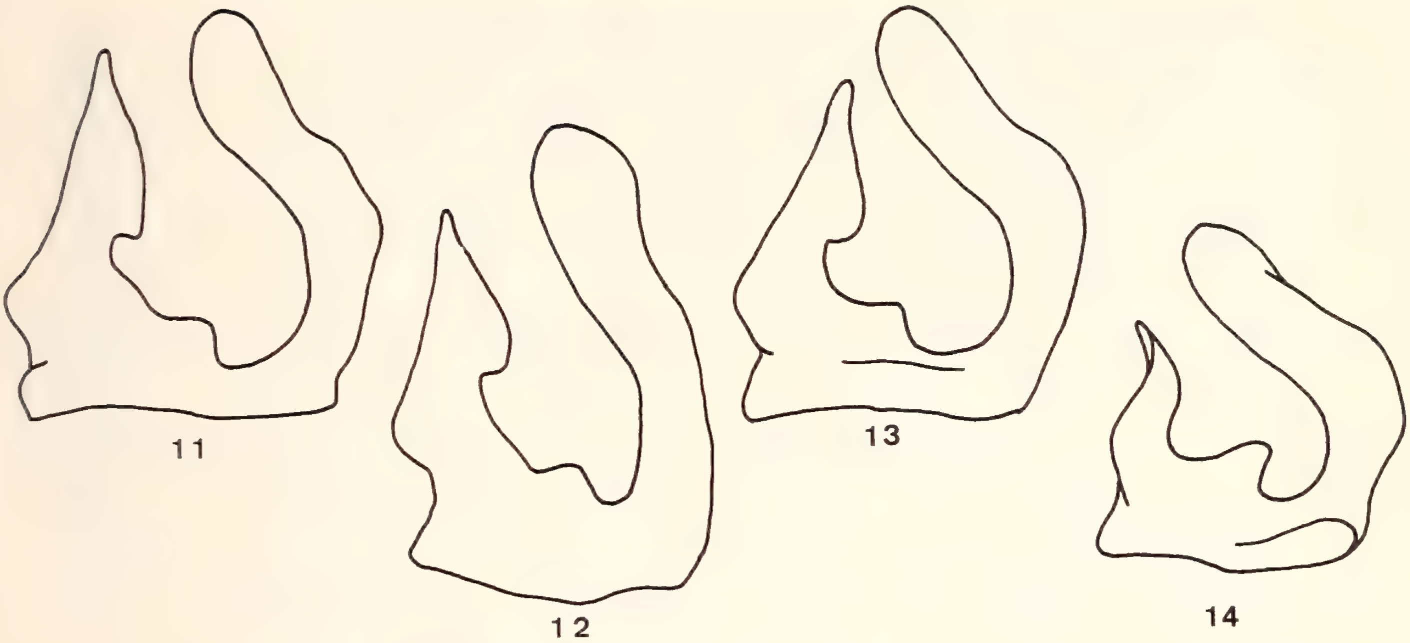


Abb. 11—14: *Cheilosia*, Schloßloben. — 11—13 *C. vulpina*; 11 Bulgarien, Rodope; 12 England, Alfrick; 13 Süddeutschland, Bayern. — 14 *C. barbata*; Nordwestdeutschland, Harz.

Untersuchte Typen

Neotypus (♂): Locus typicus: England, Lyme Regis. Die Etiketten tragen die Aufschrift: „Lyme Regis 14. V. 37”, „C. J. Wainwright Collection. B. M. 1948 — 488” und „Neotype” (rundes Etikett mit rotem Rand). Der Neotypus befindet sich in der Sammlung des British Museum (Natural History) London. Das Exemplar ist vollständig erhalten und entspricht der Beschreibung Meigens.

Sonstige Typen: Folgende Syntypen aus der Sammlung H. Loew, Zool. Mus. Berlin, wurden untersucht: *C. pigra* Loew 1 ♀, „*pigra*. ex Tipic”, „Coll. H. Loew”, „11460”, „Type” (rot), „*pigra* Lw an *gigantea* Ztt”, „Zool. Mus. Berlin”. Die Fühler und p_2 rechts fehlen, die restlichen Beine sind etwas bräunlich ausgeblichen, das übrige entspricht der Beschreibung Loews. Das Exemplar stimmt mit unserer Auffassung von *vulpina* (Meigen) überein. — *C. conops* Becker 1 ♂, „Coll. H. Loew”, „*conops* Beck.”, „Typus” (rot), „Zool. Mus. Berlin”. Das Exemplar ist gut erhalten und entspricht der Beschreibung von Becker. Die Genitalien wurden mazeriert und abgebildet; sie entsprechen unserer Auffassung von *vulpina* (Meigen). *C. conops* Becker 1 ♀, „Wien Schiner”, „Coll. H. Loew”, „*conops*”, „Typus” (rot), „Zool. Mus. Berlin”. Abdomen und Beine sind stark zerfressen, p_3 rechts fehlt; das übrige entspricht der Beckerschen Beschreibung und unserer Auffassung von *vulpina* (Meigen).

Sonstiges Material

England: Alfrick, Woro, ♂ (leg. Wainwright, det. MCDS, in coll. British Museum, London), Juni „1948 — 488”. Surrey, Box Hill, ♀ (leg. und det. MCDS), 7. VI. 1961. Hants., Nr. Throop, Hurn Court, ♀ ♀ (leg. und det. MCDS), 18. VII. 1960; Wegrand, Laubwald-Saum, auf blühenden *Heracleum*. Sussex, Wispers Pond, ♀ (leg. R. Nash, det. MCDS), 26. VII. 1974. Dorset, Badbury Rings, ♂ (leg. und det. MCDS), 30. VII. 1964; Straßenrand, Weideland mit Gebüsch auf Kalkgrund, auf blühenden *Heracleum*. Devon, Lynton, ♂ (leg. Wainwright, det. MCDS, in coll. British Museum, London), 19. VIII. 1941.

Frankreich: Seine-et-Marne, Foret de Fontainebleau, ♀ (leg. und det. MCDS), 4. VI. 1977; Laubwald, auf blühenden *Chaerophyllum*. Indre et Loire, Veigne, ♂ ♂ (leg. und det. MCDS), 21.—23. VII. 1985; *Populus*-Pflanzung an Fluß, auf blühenden *Heracleum*. Hautes Alpes, Veynes, ♂ ♀ (leg. und in coll. D. N. Dowling, det. MCDS), 31. VII. 1979; Mischwald in 2500 m Seehöhe.

Bundesrepublik Deutschland: Niedersachsen, 2 km W Walkenried, Höllstein/Mehholz, ♂ (wie alle weiteren Funde aus Niedersachsen: leg. und in coll. W. Barkemeyer, det. CC), 11. V.

1985; trockene Waldlichtung. Niedersachsen, 2 km S Bad Lauterberg, ♂, 13. V. 1985; Trockenrasen, an blühenden *Euphorbia cyparissias*. Niedersachsen, Harz, Jagdkopf (700 m Seehöhe), ♂, 3. VI. 1985; Laubwald, an blühenden *Sorbus aucuparia*. Niedersachsen, Walkenried, Mehholz, ♀, 3. VI. 1984; Waldrand, an blühenden *Euphorbia cyparissias*. Niedersachsen, Harz, Jordanshöhe bei St. Andreasberg (700 m Seehöhe), ♂, 21. VI. 1986; an blühenden *Meum athamanticum*. Hessen, Schlitz, ♂ (leg. Remane, det. CC, in coll. Zool. Mus. Kiel), 7. VIII. 1951. Bayern, Hersbruck, ♀ (wie das folgende Tier: leg. G. Röder, det. und in coll. CC), 1. VIII. 1978. Bayern, Umgebung Hersbruck, ♂, 12. VIII. 1978.

Italien: Calabria, Nr. La Fossiato, ♂♂ ♀♀ (leg. und det. MCDS), 25. IX. 1976; lichter Kiefernwald (*Pinus*) oberhalb Lago Cecita (1275 m Seehöhe), auf blühenden weißen Umbelliferae.

Ungarn: Magyaréc rét, ♀ (leg. Lipthay, wie das folgende Material aus Ungarn und Bulgarien: det. CC, in coll. Bakonyi Természettudományi Múzeum, Zirc, partim in coll. CC), 24. VIII. 1957. Gyalu Kastély park, ♀ (leg. J. Papp), 16. VII. 1959. Alpokalja, Velem, ♂ (leg. S. Tóth), 13. VII. 1983.

Bulgarien: Rodope hg. Szatovcsa, ♂ (leg. S. Tóth), 29. V. 1982. Rodope hg., Jundola, ♂ (leg. S. Tóth), 23. V. 1982. Pirin hegység, Pirin, ♀ (leg. S. Tóth), 21. V. 1982.

Rumänien: Herculane, ♀ (leg. V. Brădescu, det. und in coll. CC), 3. VI. 1983.

Cheilosia nebulosa Verrall, 1871

Chilosia nebulosa Verrall, 1871: 201
Chilosia langhofferi Becker, 1894: 411; syn. n.

Becker (l. c.) war bei der Einführung von *C. langhofferi* die mehr als 20 Jahre ältere Beschreibung von *C. nebulosa* offensichtlich nicht bekannt (vgl. auch Verrall 1901). Erst 1921 erwähnt er die Verrallsche Art in einem kurzen Nachtrag zu seiner *Cheilosia*-Monographie von 1894, vermutlich ohne Material von *C. nebulosa* gekannt zu haben (Becker 1921). Nachfolgende Autoren (Sack 1928—1932, v. d. Goot 1981) verwenden zur Trennung der beiden nominellen Arten nur das aus den Originalbeschreibungen abzuleitende Differentialmerkmal: die auffällige Wölkung der Flügel bei *C. nebulosa*. Wie gezeigt werden kann, variiert jedoch gerade dieses Merkmal erheblich und ist somit für eine Unterscheidung von *C. nebulosa* und *C. langhofferi* ungeeignet.

Nach Vergleich zweier Syntypen und weiteren Materials von *C. langhofferi* mit einer Serie von *C. nebulosa* aus Irland sowie nach eingehenden Genitaluntersuchungen halten wir die beiden fraglichen Arten für konspezifisch.

Diagnose

C. nebulosa ist innerhalb der Gruppe C (sensu Sack 1928—1932) durch die breite, charakteristisch skulptierte Stirn und die Strukturen der männlichen Genitalien von den übrigen Arten unterschieden. Im einzelnen wird die Art von Verrall (1871, 1901), Becker (1894, sub nom. *langhofferi*), Speight (1975) sowie Stubbs & Falk (1983) beschrieben.

Variabilität

Männchen. — Stirn: Breit, Augenwinkel 105—120° (Syntypus von *langhofferi*: 105°), etwas geschwollen, ganz grau bestäubt, besonders dicht entlang der Augenränder; Mittelfurche bis auf eine kleine, punktförmige Vertiefung oberhalb der Fühlerwurzel reduziert; Behaarung ganz hell (Syntypus von *langhofferi*) bis überwiegend schwarz. — Fühler: Alle Glieder, einschließlich der Fühlerborste, rotgelb (Syntypus von *lang-*

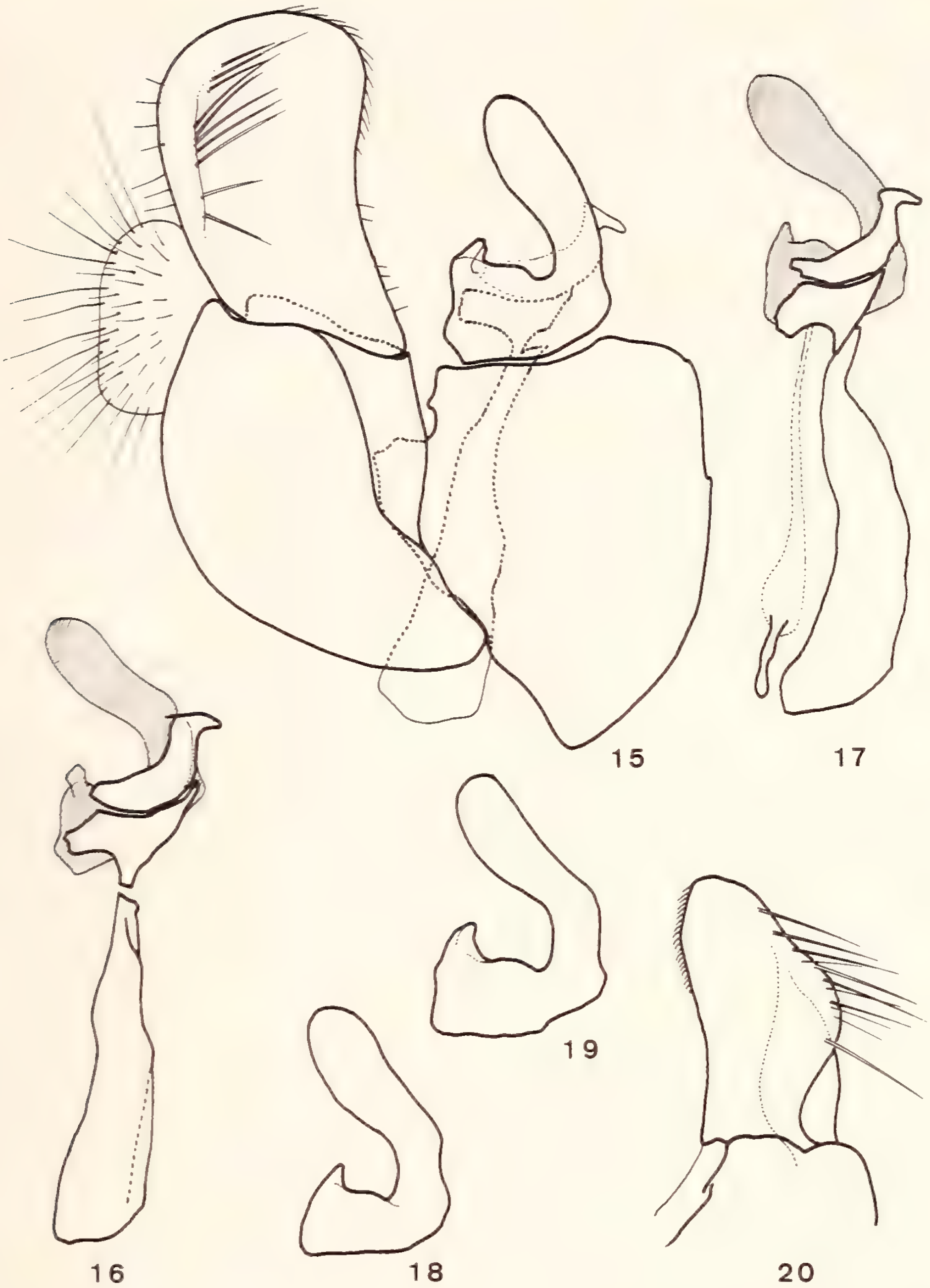


Abb. 15—20: *Cheilosia nebulosa*, Genitalien ♂. — 15 Tergit IX und Sternit IX mit akzessorischen Strukturen, lateral; Irland, Laois. — 16, 17 Aedoeagus und akzessorische Strukturen, lateral; 16 Irland, Newbridge; 17 Süddeutschland, Bayern. — 18 Schloßlobus; Süddeutschland. — 19 Schloßlobus; Syntypus von *C. langhofferi*, Niederösterreich. — 20 Surstylus, dorsal; Irland, Newbridge.

hofferi) oder diese Teile in unterschiedlicher Ausdehnung dunkel bis fast ganz schwarz (vgl. Speight 1975). — Flügel: Deutlich gewölkt bis ganz ungewölkt, jedoch stets mit verdunkelten r-m- und m-cu-Queradern. — Beine: Alle f schwarz mit heller Spitze, t aller Beine ganz gelb oder mit schwachem dunklem Wisch (irische Tiere partim); Tarsen überwiegend hell, aber letzte 2—3 Glieder dunkel und auch Metatarsus der p_3 mehr oder weniger geschwärzt (bei einzelnen irischen Tieren auch Metatarsus der p_1 mit braunem Wisch); Behaarung variabel, ganz hell (Syntypus von *langhofferi*) oder — vor allem hinter f_1 — in unterschiedlicher Ausdehnung mit schwarzen Haaren vermischt. — Genitalien (Abb. 15—20) mit charakteristischen Schloßloben. Größe: Körper 9—10 mm; Flügel 7,5—9 mm.

Weibchen. — Stirn: Breit, in Höhe der Fühlerwurzeln 1,2—1,6mal so breit wie ein Auge (durchschnittlich 1,5mal, Syntypus von *langhofferi* 1,6mal), fast parallelrandig oder zum Scheitel hin mehr oder weniger konvergierend, im vorderen Drittel mit deutlichem Quereindruck; Mittellängsfurche im oberen Abschnitt undeutlich oder fehlend, zwischen Quereindruck und Fühlerwurzel zu einer rundlichen Grube reduziert; Behaarung sehr dicht, hell und leicht nach vorne abstehend. — Fühler und Flügel wie beim Männchen variierend. — Beine: Etwas heller als beim Männchen, nur die beiden letzten Tarsenglieder aller p und der Metatarsus der p_3 dunkel; alle f ganz hell behaart. Größe: Körper 9—10 mm; Flügel 7,5—8 mm.

Ökologie und Verbreitung

C. nebulosa ist eine charakteristische Frühjahrsart; ihre Hauptflugzeit reicht von Anfang April bis Mitte Mai — nach Goeldlin (1974) in 1923 m Seehöhe noch am 10. Juli. Die Art bewohnt in Irland feuchte Misch- und Laubwälder (Speight 1983); Blütenbesuch bei *Salix* und *Crataegus*.

Material und Literaturangaben (teilweise sub nom. *langhofferi*) weisen auf eine weite Verbreitung in Mitteleuropa hin: Irland (Speight 1975, 1983 und weiteres Material); England/Schottland (z. B. Stubbs & Falk 1983); Belgien (v. d. Goot 1981); Frankreich (Portevin 1904, Séguy 1961); Schweiz (Goeldlin 1974, sub nom. *nebulosa* und sub nom. *langhofferi*); Deutschland; Österreich und Dalmatien (Becker 1894); Ungarn; Bulgarien (Bańkowska 1967); Polen (Bańkowska 1980); Finnland (Hellén 1929) sowie der europäische Teil der Sowjetunion (Stackelberg 1970).

Untersuchte Typen

Zwei Syntypen von *C. langhofferi* Becker wurden untersucht: 1 ♂ und 1 ♀, beide etikettiert: „Manhartsberg Nied. Österr. A. Siebeck", „*Langhofferi* Beck. det. Becker" (das ♀ ohne den Zusatz „det Becker"), „V. 23257", „Typus" (rot) und „Zool. Mus. Berlin", in coll. Becker, Zoologisches Museum, Berlin. Die Genitalien des männlichen Syntypus wurden mazeriert und in Glyzerin-Alkohol konserviert.

Anmerkung: Der Typus von *Cheilosia verralliana* Mik, 1897, konnte in coll. Mik, Naturhistorisches Museum Wien, nicht aufgefunden werden (Dr. R. Contreras-Lichtenberg in litt.) und ist möglicherweise verschollen. *C. verralliana* gilt als mögliches Synonym von *C. nebulosa* (vgl. Verrall 1901).

Sonstiges Material

Irland: vgl. Speight (1975, 1983).

Süddeutschland: Karsbach, Hefte, ♂, 20. IV. 1985; ♀, 27. V. 1985 (beide leg. und in coll. D. Bausenwein, det. CC).

Ungarn: Mecsek hgys., Dömörkapu, ♀ (leg. Móczar, det. CC, in coll. Bakonyi Természettudományi Múzeum, Zirc), 17. IV. 1956.

Danksagung

Für die Bereitstellung von Material sowie für wertvolle Hinweise danken wir herzlich Dr. B. Cogan, British Museum (Natural History), London; Dr. R. Contreras-Lichtenberg, Naturhistorisches Museum Wien; Dr. L. Matile, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris; Dr. P. Ohm, Zoologisches Museum der Universität Kiel; Dr. H. Schumann, Zoologisches Museum, Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität Berlin; Dr. S. Tóth, Bakonyi Természettudományi Múzeum, Zirc, sowie den Herren W. Barkemeyer, Oldenburg, D. Bausenwein, Würzburg, und Dr. G. Röder, Hersbruck. Den Herren W. Barkemeyer und Dr. H. Ulrich, Bonn, danken wir herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

Cheilosia conops Becker, 1894, wird mit *C. vulpina* (Meigen, 1822) und *Cheilosia langhofferi* Becker, 1894, mit *C. nebulosa* Verrall, 1871, synonymisiert. Für *C. vulpina* wird ein Neotypus festgelegt. Der Beitrag enthält Angaben zur Variabilität und zur Verbreitung der beiden Arten.

Literaturverzeichnis

Bańkowska, R. (1967): Matériaux pour l'étude des Syrphides (Diptera) de Bulgarie. - Fragm. faun. 13: 345—389.

— (1980): Fly communities of the family Syrphidae in natural and anthropogenic habitats of Poland. — Memorabilia zoologica 3: 1—94.

Becker, T. (1894): Revision der Gattung *Chilosia* Meigen. — N. Acta Acad. Leop. 62 (3): 199—524, 13 Taf.

— (1902): Die Meigen'schen Typen der Gattung *Chilosia* Meig. in Paris. — Z. syst. Hymenopt. Dipt. 2: 350—355.

— (1921): Neue Dipteren meiner Sammlung. — Mitt. zool. Mus. Berlin 10: 1—93.

Gaunitz, S. (1960): Syrphidenstudien III (Dipt.). — Ent. Tidskr. 81: 35—44.

Gil Collado, J. (1930): Monografîa de los sîrfidos de España. — Trab. Mus. nac. Cienc. nat. (Zool.) 54: 1—376.

Goeldlin, P. (1974): Contribution à l'étude systématique et écologique des Syrphidae (Dipt.) de la Suisse occidentale. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 47: 151—252.

Goot, V. S. van der (1981): De zweefvliegen van Noordwest-Europa en Europees Rusland, in het bijzonder van de Benelux. — 275 S. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging; o. O.

Hellén, W. (1929): Neue Beiträge zur Kenntnis der *Chilosia*-Arten (Dipt.) Finnlands. — Notulae ent. Helsinki 9: 100—109.

Loew, H. (1840): Ueber die im Großherzogtum Posen aufgefundenen Zweyflügler. — Isis (Oken's) 1840 (7): 512—583.

— (1857): Die europäischen Arten der Gattung *Cheilosia*. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 7: 579—616.

Meigen, J. W. (1822): Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Bd. 3. — X + 416 S., Taf. 22—32. Schultz-Wundermann, Hamm.

Metcalf, C. L. (1921): The genitalia of male Syrphidae: their morphology, with especial reference to its taxonomic significance. — Ann. ent. Soc. Am. 14: 169—225.

Mik, J. (1897): Einige Bemerkungen zur Dipteren-Familie der Syrphiden. — Wien. ent. Ztg. 16: 61—66, 113—119.

Portevin, G. (1904): Contribution au Catalogue des Diptères de Normandie. — Feuille jeun. Nat., 4e sér., 34: 209—213.

Sack, P. (1928—1932): Syrphidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der paläarktischen Region IV (6), 3 + 451 S., 18 Taf. Schweizerbart, Stuttgart.

Séguy, E. (1961): Diptères Syrphides de l'Europe occidentale. — Mém. Mus. nat. d'Hist. nat., A, 23: 1—248.

Speight, M. C. D. (1983): Check list and information chart of hoverflies. — In: Feehan, J.: Laois, an environmental history, Appendix 1, the flora and fauna of modern Laois: 501—506. Ballykilcavan Press, Ballykilcavan Stradbally Co Laois.

—, P. J. Chandler & R. Nash (1975): Irish Syrphidae (Dipt.): notes on the species and an account of their known distribution. — Proc. R. Ir. Acad. 75, B (1): 1—80.

Stackelberg, A. A. (1970): [Fam. Syrphidae — Schwebfliegen]. — In: Bei-Bienko, G. Ya.: [Bestimmungsschlüssel für die Insekten des europäischen Teils der UdSSR], 5 (2): 11—96. Nauka, Leningrad. [Russisch].

Stubbs, A. E. & S. J. Falk (1983): British hoverflies. — 6 + 253 S., 13 Taf. British Entomological & Natural History Society, London.

Torp, E. (1984): De danske svirrefluer (Diptera: Syrphidae); Danmarks dyreliv bind 1. — 300 S., Fauna Bøger, København.

Verrall, G. H. (1871): Additions and corrections to the list of British Syrphidae, with a description of one species new to science. — Ent. mon. Mag. 7: 200—203.
— (1901): British flies, 8. Platypezidae, Pipunculidae, and Syrphidae of Great Britain. — 691 S. Gurney & Jackson, London.
Zimina, L. V. (1960): [Über die Schwebfliegen-Fauna (Diptera, Syrphidae) des Transkaukasus]. — Ent. Obozr. 39: 661—665. [Russisch].

Claus Claußen, Twedter Holz 12, D-2390 Flensburg. — Dr. Martin C. D. Speight, Research Branch, Wildlife Service, Office of Public Works, Sidmonton Place, Bray, Co. Wicklow, Ireland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 29—41	Bonn, März 1988

Die akustische Kommunikation von *Platystolus martinezi* (Bolívar) — ein schnelles Antwort-Rückantwort-System (Orthoptera, Tettigoniidae, Ephippigerinae)

H. K. Pfau & B. Schroeter

Abstract. The ♀ of the ephippigerine *Platystolus martinezi* responds to the long, distinctive song of the ♂ after a time interval of 0.2—0.1 s (22 °C) with a single characteristic syllable, which is produced by a closing stroke of the elytra. 0.1—0.2 s later, the ♂ replies in turn to the ♀ response with 1—7 (mostly 4—5) prolonged syllables, in which the frequency of impulses is lower. It is supposed that this ♂ response corresponds to the accentuated final syllables of an originally uninterrupted song. The possible significance of this complex dialogue system is discussed. A comparison of the "double" stridulatory apparatus of the ♂ *Platystolus martinezi* with the single sound producing system of the ♀, as well as with the stridulatory apparatus of other Tettigoniidae, reveals that a double apparatus probably existed as a primitive basic equipment in both sexes. The ♀ response stridulation (which probably evolved several times independently) is therefore performed with one part of an originally double stridulatory apparatus, and this part is homologous in various groups of the Tettigoniidae.

Key words. Acoustic communication, Ephippigerinae, *Platystolus*, female response, male response, double stridulatory apparatus, evolution.

Einleitung

Unter den europäischen Laubheuschrecken (Tettigoniidae) waren bis vor kurzem nur wenige Arten aus den beiden Unterfamilien Phaneropterinae und Ephippigerinae bekannt, bei denen die ♀ mit einem spezifischen Signal oder gar längeren Gesangsvers auf den Werbegesang ihrer männlichen Artgenossen antworten. Neuere Untersuchungen (Heller & Helversen 1986; hier findet sich auch eine Zusammenfassung der bisherigen Literatur) haben zumindest für die Phaneropterinae gezeigt, daß Kommunikationssysteme dieser Art weiter verbreitet sind, als bisher angenommen wurde. Sie wurden besonders häufig bei Arten aufgefunden, bei denen der männliche Werbegesang stark verkürzt ist, so daß vermutet wurde, daß die Evolution der weiblichen Antwortstridulation in einer engen Beziehung zur Gesangsreduktion der ♂ steht. Das Auftreten der weiblichen Stridulation in verschiedenen Gruppen der Laubheuschrecken (die als nicht näher verwandt angesehen werden) wird von Heller & Helversen darüber hinaus als Indiz dafür gewertet, daß der weibliche Stridulationsapparat (vom männlichen Apparat unabhängig) mehrfach konvergent entwickelt wurde.

In der vorliegenden Untersuchung soll die in mehrfacher Hinsicht von den bisher bekannten Systemen abweichende akustische Kommunikation der Sattelschrecke *Platystolus martinezi* (Bolívar 1873) beschrieben werden. Durch eine vergleichende Untersuchung der männlichen und weiblichen Stridulationsapparate verschiedener

Tettigoniidae wird außerdem versucht, die evolutive Herkunft des weiblichen Stridulationsapparates sowie der (davon getrennt zu betrachtenden) weiblichen Antwortstridulation zu beleuchten.

Methodik

Wir fanden *Platystolus martinezi* (Abb. 1b und c) am 14. VI. 1987 in der Nähe von Trujillo (Provinz Caceres, Spanien; 400 m NN) in einem von Äckern durchsetzten Weideland. Die große Sattelschreckenart — ♂ (Alkohol-konserviert) bis 4,3 cm, ♀ bis 4,5 cm Körperlänge — lebt v. a. in steppenartigen Gebieten (Abb. 1a) und findet in Spanien in den oft noch breiten Acker- und Straßenrandstreifen der Agrarlandschaft ein Rückzugsgebiet (Peinado & Mateos 1986 und mündlich). Die keineswegs plumpen, wehrhaften Tiere saßen v. a. auf den gelben Blüten von *Scolymus*-Disteln und erschienen dort nur schlecht getarnt. Sie reagierten beim Ergreifen mit Bissen und scharfen Abwehrlauten; außerdem wurde am Hinterleibsrücken ein gelbes Wehrsekret abgesondert. Die Art sang im Freiland zwischen 18 und 21 Uhr (bei bedecktem Himmel und starkem Wind) und war auch in Gefangenschaft erst spät, nach 19 Uhr, gesangsaktiv. In einer Kühltasche transportiert und regelmäßig mit verschiedenen Kräutern versorgt, ließen sich die Tiere auf der Reise lange am Leben erhalten.

Die Gesangsmuster wurden mit einem Uher 4000 Report-Tonbandgerät (Aufnahmegeschwindigkeit 19 cm/sec) in Kombination mit dem Sennheiser-Richtmikrophon ME 80 (Maximalfrequenz 15 kHz) registriert. Die Singkäfige standen bei den Aufnahmen im Schatten — die gemessene Lufttemperatur entspricht daher der Körpertemperatur der Heuschrecken. Zur Auswertung wurde ein neu entwickelter Transientenrekorder für lange Aufnahmezeiten (Physisec; Fa. L. Neumann) eingesetzt. Da die Abtastrate mit 20 kHz das 80fache der Wiedergaberate (250 Hz) betrug, ergibt sich — bei 4fach reduzierter Abspielgeschwindigkeit vom Tonband — eine Gesamt-Zeitdehnung um den Faktor 320. Die Gesänge wurden mit dem Schreiber Recorder 220 (Fa. Gould) ausgeschrieben. Die unverzerrte Grenzfrequenz des Gerätes beträgt 50 Hz, so daß (bei 320facher Dehnung) noch Schwingungen bis maximal 16 kHz wiedergegeben wurden.

Wir danken Herrn Dr. U. Koch für technische Ratschläge und die Möglichkeit der Benutzung der Auswerteapparatur, Frau Dr. M. V. Peinado und Herrn J. Mateos (Madrid) für wertvolle Hinweise zur Ökologie von *Platystolus* sowie den Herren Prof. Dr. F. Huber, Dr. K. Harz und Prof. Dr. O. v. Helversen für kritische Anmerkungen und Anregungen.

Ergebnisse

A. Die Stridulation der Männchen und Weibchen

Freilandbeobachtungen erbrachten zunächst den Befund, daß innerhalb einer Population von *P. martinezi* zwei verschiedenartige Gesangsmuster der Männchen auftreten: Entweder wurde nur ein 3—4 Sekunden langer Vers — mit anfangs crescendierendem Verlauf und dann gleichlautem Hauptteil, in dem gegen Ende die Silbenrate erhöht ist — vorgetragen (Gesangstyp A, Abb. 2a), oder es war ein um etwa eine Sekunde verlängerter Gesang zu hören, bei dem dem Typ-A-Gesang noch weitere, deutlich längere Silben angehängt waren (Gesangstyp B, Abb. 2b). Die Beobachtung einzelner ♀ im Gelände zeigte außerdem, daß auch diese zu einer kurzen, einsilbigen Stridulation fähig sind und offensichtlich auf den Gesang der ♂ antworten.

In einem im Freiland mit frisch gefangenen Tieren durchgeführten Versuch wurden ♂ und antwortwillige ♀ einzeln in Singkäfigen untergebracht und in ca. 5—150 cm Entfernung voneinander aufgestellt. Dabei zeigte sich, daß der Gesangstyp A der ♂ nur in den Fällen vorgetragen wurde, in denen kein ♀ mit einer Antwortstridula-

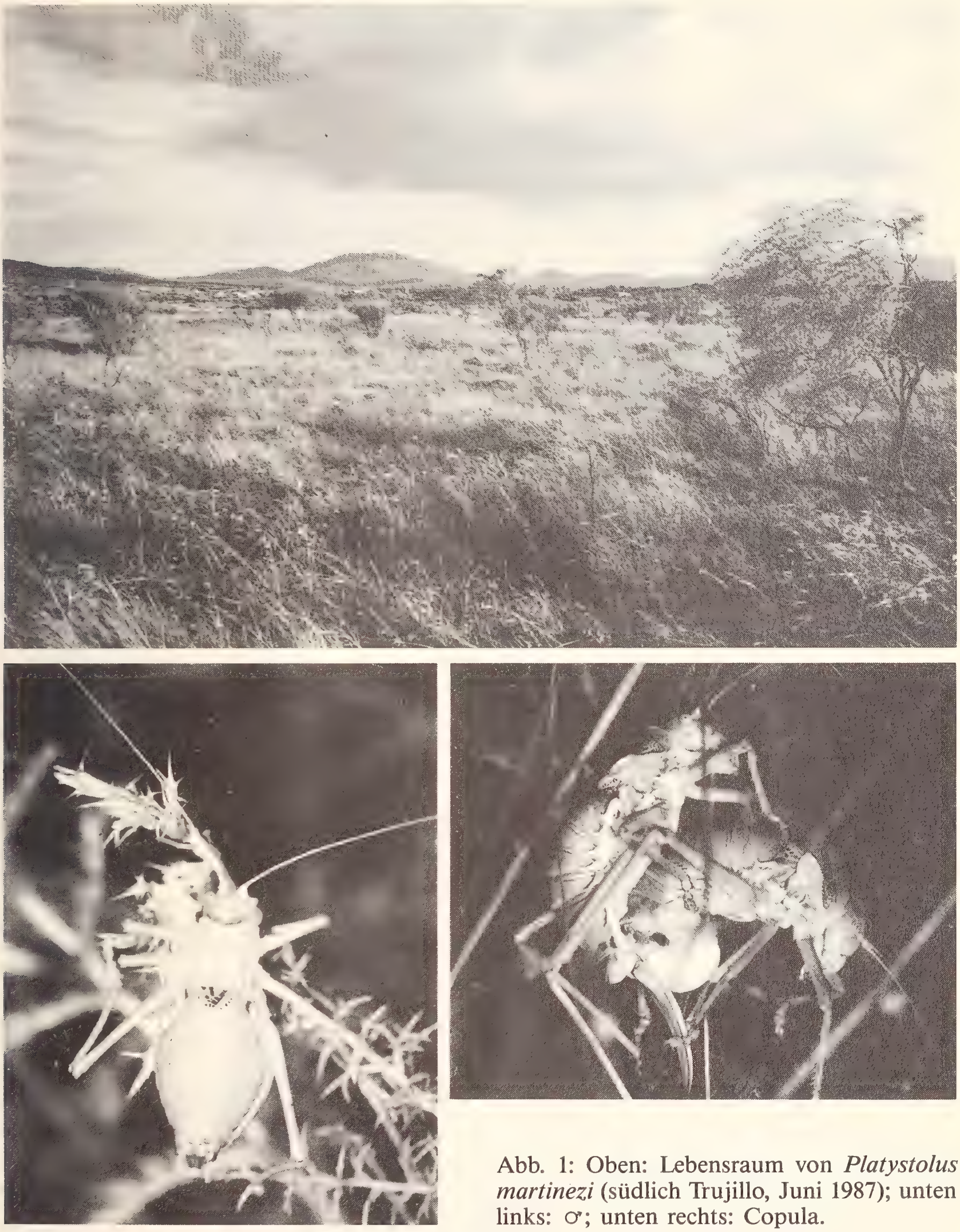


Abb. 1: Oben: Lebensraum von *Platystolus martinezi* (südlich Trujillo, Juni 1987); unten links: ♂; unten rechts: Copula.

tion reagierte. Der Gesangstyp B war dagegen stets in den Fällen zu hören, in denen ein ♀ in einer kurzen Zeitspanne nach dem männlichen Gesang geantwortet hatte (offener Pfeil in Abb. 2b). Direkt nach dieser Antwortsilbe des ♀ fügte das ♂ dann die längeren Endsilben des Gesangstyps B an. Die Gesamtheit der Lautäußerungen ist so geschlossen, daß sie im Gelände wie eine Einheit erscheint (s. oben).

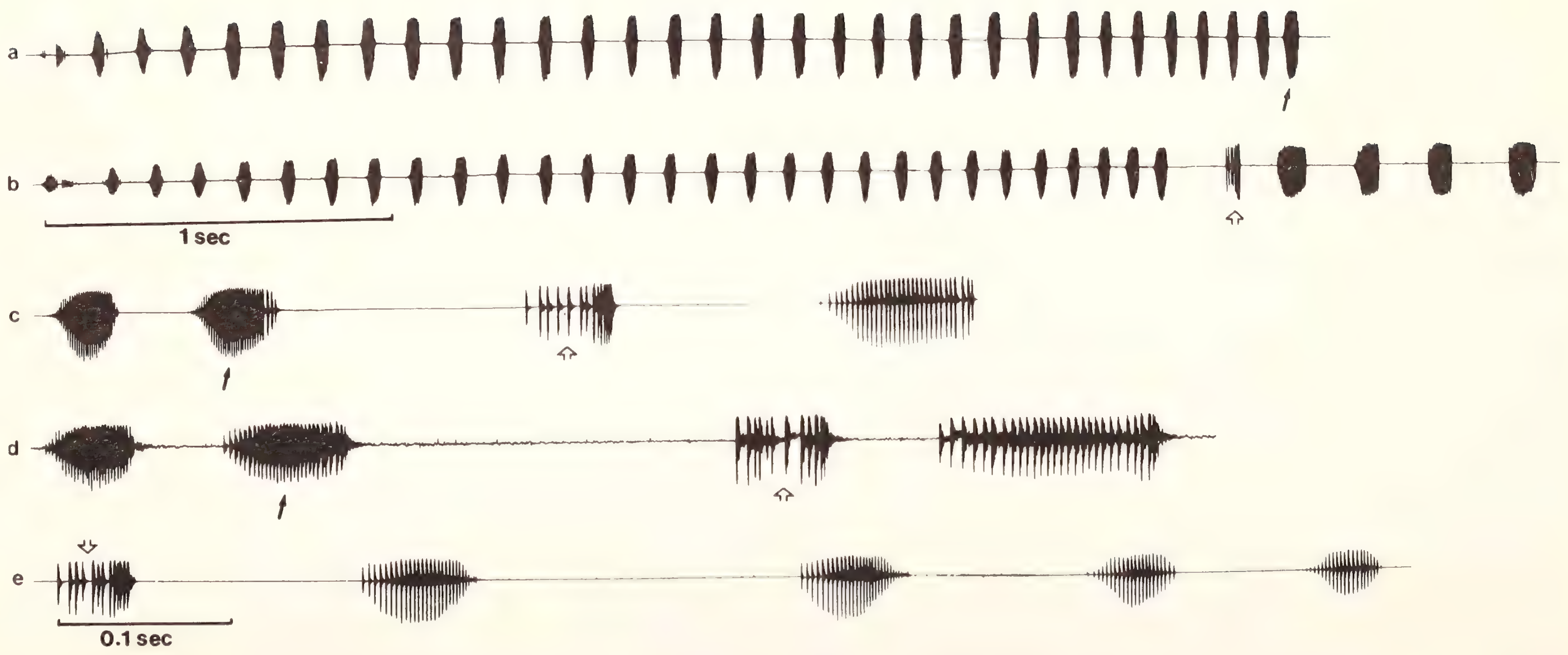


Abb. 2: a) Gesangstyp A (22 ° C). b) Gesangstyp B (22 ° C). c) Ende des männlichen Werbegesangs, weibliche Antwort und Beginn der männlichen Rückantwort (stärker gedehnt; 22 ° C). d) Wie c), jedoch bei 18 ° C. e) Durch eine spontane Stridulation des ♀ provozierter männlicher Gesang (22 ° C); in diesen Fällen antwortete das ♂ nur mit zwei bis drei Rückantwort-Silben — von dem direkt angeschlossenen männlichen Werbegesang sind nur zwei Silben wiedergegeben. Die schrägen Pfeile weisen auf die betonte „Zeigersilbe" hin, die offenen Pfeile auf die weibliche Antwort.

Der männliche Werbegesang (Typ A) ist in drei unscharf getrennte Abschnitte gegliedert: Im ersten Abschnitt nimmt die Lautstärke relativ rasch zu; dann folgt ein zweiter, etwa doppelt bis dreifach so langer Teil mit gleichlauten Silben, der in einen kürzeren (in der Länge dem 1. Teil entsprechenden) dritten Abschnitt übergeht, in welchem die Distanz der Silben geringer wird (der dritte Teil kann am Ende in der Lautstärke abschwellen). Die Silbenzahl variierte (in 36 aufgenommenen Gesängen) zwischen 22 und 44 (Durchschnitt 32); die Gesamtlänge des Gesangs betrug bei 22 ° C zwischen 2,5 und 4,5 Sekunden — bei 18 ° C dagegen bis über 6 Sekunden.

Die weibliche Antwort-Silbe dauerte bei 22 ° C nur etwa 35—50 Millisekunden, bei 18 ° C wurden 60—70 ms gemessen. Die auf die weibliche Stridulation folgende erneute Antwort der ♂ soll im weiteren als „Rückantwort" bezeichnet werden. Sie enthält in der Regel vier bis fünf Silben (die Silbenzahl kann jedoch stärker variieren: in unseren Aufnahmen finden sich in den verschiedenen Rückantwortrufen 1—7 Silben). Die Abstände zwischen dem männlichen Gesangsteil A und der weiblichen Antwort (Intervall i1) sowie zwischen Antwort und Rückantwort (Intervall i2) waren nicht sehr konstant. In sechs vermessenen Gesängen (22 ° C) variierte sowohl i1 als auch i2 zwischen 0,1 und 0,2 Sekunden. Das Intervall i1 war in der Mehrzahl der Fälle (jetzt einschließlich der nicht genau vermessenen Gesänge) deutlich größer als i2 (vgl. Abb. 2b und 2d); i2 kann aber, in wenigen Fällen, auch erheblich größer als i1 sein (im Extremfall i2 : i1 = 0,2 : 0,1 Sekunden).

Bei 18 ° C variierte das Intervall i1 zwischen 0,2 und 0,3 Sekunden und i2 zwischen 0,05 und 0,2 Sekunden, wobei i2 immer deutlich kürzer war als i1 (die Abb. 2d stellt in dieser Hinsicht jedoch einen Extremfall dar). Bei dieser Temperatur waren in den 5fach gedehnten Gesängen weitere Feinheiten zu erkennen: die letzte Silbe des männlichen Werbegesangs (die „Zeigersilbe", vgl. Diskussion) und vor allem die langen Silben der Rückantwort zeigen z. B. vergrößerte Impulsabstände (Abb. 2d; für die Rückantwort ist dies auch bei den bei 22 ° C aufgenommenen Gesängen deutlich, s. Abb. 2c).

In einigen Fällen setzte ein ♀ verfrüht, u. U. schon innerhalb des Crescendoteils des ♂ ein und stridulierte manchmal im weiteren Verlauf des Gesangs sogar mehrmals. Es zeigte sich, daß dies oft Antworten auf andere, entfernter sitzende ♂ (z. B. auf ♂, die in der geschlossenen Kühltasche sangen) waren, die ebenfalls präzise kurz nach dem Gesangsende des jeweiligen ♂ erfolgten. Diese Signale wurden vom nahesitzenden ♂ jedoch nicht beachtet, d. h., es setzte seinen Gesang bis zum „normalen Ende" fort. In wenigen Fällen kam es zu zahlreichen weiblichen Stridulationen — wieder an offensichtlich beliebiger Stelle innerhalb des männlichen Werbegesangs und auch innerhalb des Rückantwort-Teils. Diese stellten keine Antwortsignale auf ♂ dar, sondern wurden spontan, wohl als Ausdruck einer Erregung, vorgetragen. Lautlose Elytrenbewegungen an unterschiedlichen Stellen des männlichen Gesangs sind ebenso zu interpretieren.

Das ♂ reagierte auch auf spontan vorgetragene Rufe des ♀, auch dann, wenn es selbst gerade nicht sang, oder wenn die weiblichen Antwortrufe den Gesängen anderer ♂ galten: Fast immer wurde es dazu angeregt, an das weibliche Signal sofort die Rückantwort-Silben anzuschließen. Direkt danach trug es in der Regel seinen eigenen Werbegesang vor, den es dann — da er vom ♀ prompt beantwortet wurde — mit einer Rückantwort beendete. In diesen Fällen waren also „umgekehrt" klingende Gesänge des Typs B zu hören, bei denen dem normalen Gesang der Rückantwort-Gesang vorausging (Abb. 2e). Entsprechend verhielten sich die ♂, wenn man ihnen Tonbandaufnahmen des Typs B (mit Rückantwort) oder einzelne weibliche Silben vorspielte: wieder fügten sie zunächst an der „richtigen Stelle" — kurz nach dem weiblichen Signal, etwa gleichzeitig mit der Rückantwort des ♂ auf dem Band — die eigene Rückantwort an und begannen dann wieder „von vorn" mit ihrem Werbegesang (und zwar mit einem Gesangstyp A, da in diesen Fällen die Antwort eines ♀ natürlich fehlte). Das heißt: Der „Endteil" des Typ-B-Gesangs, die Rückantwort, stellt in Wirklichkeit ein eigenes männliches Gesangselement — ohne strenge Kopplung an den normalen A-Werbegesang — dar. Manchmal wurde das Pronotum in dem Moment, in dem das weibliche Signal auftauchte, allerdings nur schnell aufgerichtet; das ♂ zeigte damit zwar, daß es sich „angesprochen fühlte", erzeugte jedoch keine Rückantwort-Silben.

Die ♂ ließen sich außerdem auch durch den Werbegesang anderer ♂ zum (Typ A-) Gesang anregen — allerdings anscheinend weniger gut als durch das weibliche Signal. Auch die ♀ antworteten auf einzelne vorgespielte Weibchen-Rufe. Manche ♀ — möglicherweise bereits begattete Tiere — antworteten im Versuch nicht.

Meistens versuchte das ♂ auf das ♀ bzw. die Tonband-Schallquelle zuzumarschieren (und erkletterte auch — freigelassen — das Bandgerät). Im Freiland konnten ♂ beobachtet werden, die eilig auf das antwortende ♀ zuliefen und dabei den Gesangstyp B in schneller Folge vortrugen. Das ♀ saß dagegen beim Antworten in der Regel ruhig auf der Pflanze bzw. im Singkäfig und veränderte seine Stellung nicht. Die bisherigen Beobachtungen und Versuche erlauben jedoch noch keine Aussage darüber, ob dieses Verhalten der ♀ konstant ist: bei den freigelassenen ♀ überwog meistens die Fluchttendenz — sie liefen vom ♂ sogar weg, wobei aber gleichzeitig (noch aus 5 Metern Entfernung) weiter auf alle singenden ♂ geantwortet wurde.

B. Die Stridulationssysteme

1) *Platystolus martinezi*

Die Elytren des Männchens zeigen zwei unterschiedliche Paare von Stridulationsapparaten, wobei bei allen vier Systemen jeweils eine Schrillader oder Feile (F) auf dem einen Flügel einer Schrillkante oder Plectrum (P) auf dem anderen Flügel gegenübersteht (Abb. 3). Da aber die rechte Elytre unter der linken liegt und diese Position anscheinend nie gewechselt wird, kann bei der weiteren Betrachtung eine Beschränkung auf jeweils ein System der beiden rechts-links-symmetrischen Paare vorgenommen werden (das nicht gebrauchte System ist auch stets schwächer entwickelt — vgl. z. B. die rechte Feile [F1] mit der linken Feile F1, oder das linke Plectrum [P1] mit dem rechten Plectrum P1).

Die auf der Unterseite der linken Elytre liegende Feile F1 stellt offensichtlich die Hauptfeile des männlichen Stridulationssystems dar; sie wird von der nach oben zeigenden hart sklerotisierten Kante P1 der rechten Elytre überstrichen (wobei die Feile F1 bei der Bewegung beider Elytren natürlich auch relativ zum Plectrum bewegt wird). Die Feile F2 des 2. Stridulationssystems, die auf der Oberseite des rechten

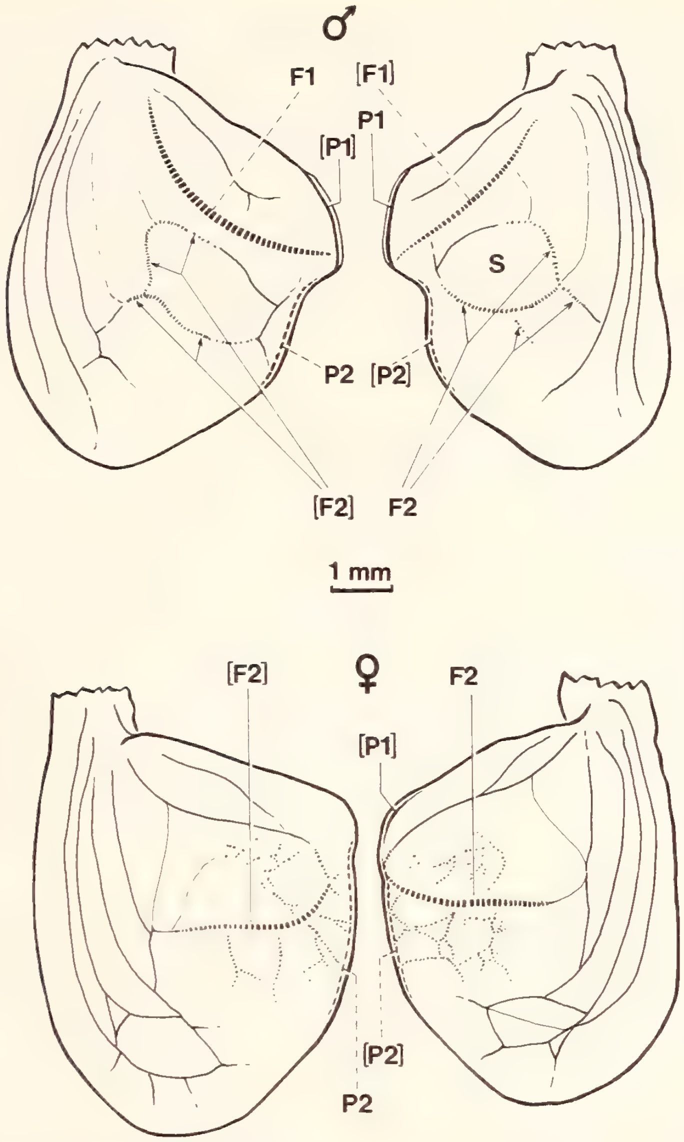


Abb. 3: Die männlichen und weiblichen Stridulationssysteme; Dorsalansicht der Elytren. Die gestrichelten Hinweislinien führen zu Strukturen der Elytren-Unterseite, nicht-gebrauchte Teile wurden durch eckige Klammern gekennzeichnet (weiteres s. Text).

Flügels liegt, ist erheblich schwächer ausgebildet. Sie umläuft einen großen Teil der Spiegelzelle (S) und ist vor allem am hinteren Bogen „typisch" und kräftiger ausgebildet — im Randbereich, auf Seitenadern und im vorderen Bogen der Spiegelzelle gehen die breiten Feilenzähne dagegen in kleine konische Zäpfchen über. Die Feile F2 wird von der nach ventral zeigenden harten unteren Kante des umgeschlagenen linken Flügelrandes (P2) überstrichen. Die Bedeutung des Systems F2/P2 ist unbekannt — nach unseren Beobachtungen an anderen Laubheuschreckenarten könnte es für eine leisere Stridulation dicht beim ♀ („Nahwerbung") eingesetzt werden.

Beim Weibchen ist nur ein paariges Stridulationssystem entwickelt (Abb. 3). Auch bei ihm wird — da der rechte Flügel wie beim ♂ unter dem linken liegt — wahrscheinlich nur das eine System des Paares eingesetzt, das dementsprechend (in diesem Fall allerdings nur geringfügig) stärker entwickelt ist als das andere. Das System F2/P2 der ♀ ist ohne Zweifel (zumindest in seinen wesentlichen Anteilen: dem quer zum Flügel verlaufenden Hauptteil der Feile und dem Plectrum) dem entsprechenden männlichen System homolog, jedoch deutlich stärker ausgebildet als beim ♂.

Von der quer zum Flügel verlaufenden Hauptfeile des Systems F2/P2 gehen noch einzelne, auf zum Teil nur schwach angedeuteten Adern stehende Reihen mehr oder weniger konischer Zäpfchen und sehr kurzer, schräg stehender Stacheln ab. Sie überdecken (ähnlich wie bei der männlichen Feile F2 — allerdings in stärkerem Ausmaß) einen größeren Bereich der Elytrenfläche und werden von einem entsprechend langgezogenen Plectrum P2 des linken Flügels überstrichen. Verglichen mit den verschiedenen männlichen Schrilladern ist die Feile F2 des ♀ geringfügig stärker entwickelt als die (nicht gebrauchte) Feile [F1] des rechten männlichen Flügels, wobei der Abstand der Zähne allerdings größer ist.

Bemerkenswert ist, daß die Zähnchen der Feile F2 des ♀ deutlich nach innen geneigt sind, so daß zu erwarten ist, daß die linke Elytre beim Überstreichen der großen Zähne des Hauptteils der Feile zunächst etwas ins „Springen" kommt. Dies konnte durch Stridulationsversuche am toten Tier bestätigt werden. In dem beim Schließen der Elytren zuletzt überstrichenen Bereich der Feile folgen dann feinere, enger stehende Zähnchen, die eine glattere Bewegung gestatten. Diese spezifische Strukturierung des weiblichen Singapparates steht in guter Übereinstimmung mit den im Oszillogramm zu erkennenden Besonderheiten des weiblichen Antwortrufs (vgl. Abb. 2).

2) Andere Tettigoniidae

Die beim ♀ von *Platystolus martinezi* etwas vorgezogenen vorderen Innenränder der Elytren und vor allem das auf der rechten Elytre erkennbare rudimentäre Plectrum [P1] (s. Abb. 3) deuten darauf hin, daß bei den Vorfahren auch die Weibchen noch ein funktionstüchtiges Stridulationssystem F1/P1 besessen haben. Zur Prüfung dieser Frage wurden vergleichende Untersuchungen angeschlossen, deren Ergebnis hier jedoch nur kurz zusammengefaßt werden kann.

Während doppelte Stridulationssysteme (das jeweilige contralateral-entsprechende, funktionslose System nicht eingerechnet) bei den ♂ der Ephippigerinae offensichtlich weit verbreitet sind — wobei eines der Systeme anscheinend stets eine ganz untergeordnete Rolle spielt —, konnten nur bei wenigen Arten auch bei den ♀ noch Feilen F1 des „männlichen" Stridulationssystems F1/P1 nachgewiesen werden: so z. B. bei *Uromenus stali* und *Callicrania seoanei* — bei den meisten Individuen der letzteren Art allerdings nur sehr schwach ausgebildet.

Ein über die engere Verwandtschaftsgruppe der Ephippigerinae hinausgehender Vergleich zeigte, daß doppelte Stridulationssysteme auch in anderen Gruppen der Tettigoniidae zu finden sind, wiederum v. a. bei den ♂, wobei das System F2/P2 allerdings meistens weitgehend reduziert ist. Besonders interessant ist der weibliche Stridulationsapparat der Phaneropterine *Barbitistes fischeri*. Bei dieser Art zeigt das System F2/P2 der ♀ (im Gegensatz zu den bei Heller & Helversen 1986 abgebildeten Stridulationsapparaten anderer Phaneropterinae) eine Zweiteilung: ein vorderer Bereich der mit Schrillzähnchen besetzten Oberseite der rechten Elytre wird von einer innerhalb der Unterseite des linken Flügels liegenden Schrillader überstrichen (die dem in Fig. 1E bei Heller & Helversen 1986 für *Poecilimon hamatus* abgebildeten „Plectrum" entspricht), ein hinterer Bereich dagegen von einem dem Plectrum P2 der Ephippigerinae entsprechenden, verstärkten Abschnitt des Elytrenrandes.

Wichtig für die Einschätzung der ursprünglichen Ausstattung der weiblichen Flügel ist jedoch der Befund, daß die ♀ von *B. fischeri* auf der Unterseite der linken Elytre noch eine (rudimentäre) Zähnchenreihe F1 besitzen. Das bedeutet, daß in den männlichen und weiblichen Flügeln der Vorfahren der Phaneropterinae und Ephippigerinae (und evtl. in der Stammgruppe der Tettigoniidae überhaupt — leider sind die verwandtschaftlichen Beziehungen der Untergruppen bis jetzt nur unzureichend geklärt) bereits ein doppelter Stridulationsapparat, bestehend aus F1/P1 und F2/P2, vorlag.

Diskussion

a) Werbegesang und Antwortstridulation im Vergleich mit anderen Arten

Weibliche Antwortsignale auf den Werbegesang der ♂ wurden bisher für die Laubheuschreckengruppen Phaneropterinae und Ephippigerinae (und eventuell Pseudophyllidae) beschrieben (Zusammenfassung der Literatur bei Heller & Helversen 1986). Bei den Phaneropterinae bezieht sich die Antwort der ♀ nach Heller & Helversen entweder auf die kurze männliche Stridulation selbst oder — bei längeren Versen der ♂ — auf deren betonten Anfang bzw. auf eine vom Hauptvers abgesetzte einzelne Silbe („marker"). Die weibliche Stridulation ist in der Regel außerordentlich kurz. Sie erfolgt — da sie für sich kein geeigneter Informationsträger ist — nach einem bestimmten, artcharakteristischen Zeitintervall. Das ♂ erwartet seinerseits die Antwortstridulation des ♀ innerhalb eines artcharakteristischen Zeitfensters („sensory window").

Das ♂ der Sattelschrecke *P. martinezi* zeigt dagegen einen relativ langen und ziemlich komplexen Werbegesang. Dieser entspricht in verschiedenen Merkmalen dem Gesang der meisten Arten der nahe verwandten Gattungen *Platystolus* und *Callicrania*, der im Grundplan wahrscheinlich mehrteilig ist, wobei in einem Crescendo-Anfangsteil in der Regel auch Öffnungssilben enthalten sind (Pfau & Schroeter, in Vorb.). *P. martinezi* ist insofern abgeleitet, als nahezu alle Silben des männlichen Gesangs durch Elytren-Schließbewegungen erzeugt werden; nur ganz am Anfang ist anscheinend noch eine einzelne Öffnungs-Bewegung lauthaft (vgl. Abb. 2a und b). Auch der lange Vers von *P. martinezi* enthält anscheinend eine besonders betonte „Zeigersilbe" („marker") für die weibliche Antwortstridulation: seine letzte Silbe ist nämlich normalerweise deutlich verlängert (eine Ausnahme zeigt etwa die Abb. 2b) und weist außerdem, v. a. gegen Ende, größere Impulsabstände auf.

Die Antwort des ♀, die nach einem, verglichen mit den Phaneropterinen, großen Zeitintervall folgt und durch eine einzige Schließ-Bewegung der Elytren erzeugt wird, ist relativ lang (ebenfalls im Unterschied zu den meisten Phaneropterinen — Ausnahme *Poecilimon laevissimus*, wo an die Schließsilbe noch eine längere Öffnungssilbe angeschlossen wird). Im Oszillogramm ist eine recht konstante Strukturierung zu erkennen, die wahrscheinlich — wie die Versuche mit vorgespielten einzelnen weiblichen Rufen zeigen — artcharakteristische Erkennungsmerkmale enthält. Verglichen mit dem männlichen Werbegesang ist die weibliche Antwort von *P. martinezi* sehr kurz. Dies könnte dem ♀ verschiedene Vorteile bringen: 1) Das ♀ kann in rascher Folge auf verschiedene ♂ antworten, begrenzt allerdings wahrscheinlich dadurch, daß die Rückantwortrufe der ♂ auch in diesem Fall in einem (allerdings offensichtlich recht unscharfen) „Zeitfenster" abgewartet werden müssen; 2) es ist sofort selbst wieder hörbereit (auch für die ♀ der Laubheuschrecken kann angenommen werden, daß sie während des Singens in ihrer Hörfähigkeit eingeschränkt sind; vgl. Hedwig & Elsner 1985 und Wolf 1985 für Feldheuschrecken); und 3) ist das ♀ für Feinde weniger auffällig — die weibliche Stridulation ist außerdem deutlich leiser als die des ♂.

Auch bei anderen Arten der Ephippigerinae wurden relativ lange bis sehr lange weibliche Antworten beobachtet. Bei einem ♀ von *Uromenus stali* war die gesamte Antwort (bestehend aus 2—4 Silben) nach eigenen Freilandaufnahmen 75—340 ms lang. Hartley et al. (1974) beschrieben für diese Art dagegen ca. 150—200 ms lange vielsilbige Gesänge, während für die ♀ von *Platystolus obvius* etwa 25—40 ms lange einzelne Schließsilben registriert wurden.

b) Evolution der Antwort-Stridulation und Herkunft des „weiblichen" Stridulationsapparates

Hartley et al. (1974) und Heller (1984) vermuten, daß die Evolution der weiblichen Antwortstridulation in einem Zusammenhang mit der Reduktion (Verkürzung) der männlichen Stridulation steht: die antwortenden ♀ könnten die nur sporadisch singenden ♂ zu einer höheren Gesangsaktivität stimulieren (Hartley et al. 1974) bzw. das bei kurzem männlichem Gesang für sie entstehende Lokalisierungsproblem kompensieren (Heller 1984). Als Grund für die Gesangsreduktion der ♂ wird die Notwendigkeit zur Verminderung des Feinddruckes erwogen und betont, daß es sich bei den Tettigoniiden mit kurzen, unauffälligen männlichen Gesängen und weiblicher Antwortstridulation um plumpe, pflanzenfressende Arten handelt, während lange, lautstarke (von ♀ nicht beantwortete) Gesänge dagegen in der Regel bei räuberischen Arten zu finden seien (Heller 1984, Heller & Helversen 1986).

Die vorhandenen Ausnahmen bezüglich der Länge des Werbegesanges der ♂ (*Polysarcus denticauda* s. Faber 1953, *Ancistrura nigrovittata* s. Heller & Helversen 1986) zeigen jedoch, daß die weibliche Antwortstridulation bei den Phaneropterinae nicht streng mit einem kurzen männlichen Gesang korreliert ist. Auch die Ephippigerinae passen in verschiedener Hinsicht nicht in dieses Bild: Die Sattelschrecken-Reihe *Platystolus obvius* (mit einem ca. 0,3 Sekunden langen männlichen Werbegesang, der allerdings dicht gereiht werden kann), *Callicrania monticola* (bis 2,7 Sekunden lange Verse, nach eigenen Freilandmessungen) und *Platystolus martinezi* (bis über 6 Sekunden lange Gesänge) verdeutlicht z. B. — für Arten, die zu einer engeren Verwandtschaftsgruppe gehören — daß ganz unterschiedlich lange männliche Werbegesänge von den ♀ beantwortet werden können. Extreme Gesangsverkürzungen stellen überhaupt bei den Ephippigerinae eher die Ausnahme dar; bei den erwähnten Sattelschrecken handelt es sich außerdem um relativ bewegliche und beträchtlich karnivore Arten (eigene Beobachtungen v. a. an *Platystolus obvius* und *P. martinezi*), die wirksame Abwehrmechanismen gegen Feinde besitzen (z. B. ein Wehrsekret).

Wahrscheinlich waren daher (zumindest bei den Ephippigerinae) andere Faktoren für die Evolution der Antwortstridulation der ♀ ausschlaggebend. Hartley et al. (1974) machten z. B. die Beobachtung, daß gerade bei den Arten der Sattelschrecken mit einer weiblichen Antwort, *Platystolus obvius* und *Uromenus stali*, weniger dichte Populationen vorzufinden sind. In dieser Hinsicht gibt es jedoch (nach eigenen Beobachtungen an den beiden Arten) durchaus auch Ausnahmen, so daß wohl eher zeitweise Engpässe in der Populationsdichte (in klimatisch extremeren Gebieten) als wesentlicher Selektionsfaktor für eine Kommunikations-Verbesserung durch die ♀ angesehen werden könnten.

Die Frage nach der stammesgeschichtlichen Herkunft des weiblichen Stridulationssystems bedarf noch einer Erörterung. Sie ist — selbst in den Fällen, wo nur ein einziges weibliches Stridulationssystem vorhanden ist, wie etwa bei der Gattung *Platystolus* — keineswegs mit der Frage nach der Entstehung der weiblichen Antwortstridulation gleichzusetzen: auch bei Vorliegen eines in wesentlichen Merkmalen homologen weiblichen Stridulationsapparates bei den Tettigoniidae muß damit gerechnet werden, daß die spezielle Antwort-Stridulation in verschiedenen Linien unabhängig entstanden ist (s. unten).

Die vergleichenden Untersuchungen am Stridulationssystem der ♀ weisen darauf hin, daß ein doppelter weiblicher Stridulationsapparat bei den Vorfahren bestimmter Gruppen (evtl. allgemein der Tettigoniidae) bereits präexistent war und in seinen Grundbestandteilen (d. h. möglicherweise abgesehen z. B. vom „vorderen F2/P2-System" der Phaneropterinae) als ein bei ♂ und ♀ homologes, phylogenetisch altes System anzusehen ist. Der weibliche Stridulationsapparat stellt demnach keine „Prinzipkonvergenz" dar, die unabhängig von den ♂ entwickelt wurde, wie Heller & Helversen (1986) annahmen — die neuen Befunde sprechen außerdem auch gegen eine parallele, unabhängige Entwicklung der weiblichen Stridulationsapparate bei den Phaneropterinae und Ephippigerinae. Wahrscheinlicher ist, daß die ♂ und ♀ — eventuell bereits in der Stammgruppe der Tettigoniidae — unterschiedliche Teilsysteme des in beiden Geschlechtern vorhandenen doppelten Schrillapparates „bevorzugten" und weiterentwickelten, das jeweilige andere Teilsystem dagegen mehr oder weniger reduzierten.

Die Fähigkeit der ♀ zur Antwortstridulation wurde möglicherweise davon ganz unabhängig entwickelt: ihr Auftreten bei (bis jetzt) nur wenigen Arten der Phaneropterinae und Ephippigerinae weist auf eine späte, parallele Entstehung dieser Verhaltensweise hin. In dieser Hinsicht muß auch die Homologie der weiblichen Antwortsignale innerhalb der Gruppen in Frage gestellt werden — sogar die Annahme von Hartley et al. (1974), daß das auf der Flügeloberseite befindliche Stridulationssystem (F2/P2) des ♀ von *Uromenus stali* für die Erzeugung des Antwortgesangs verantwortlich ist, bedarf einer Überprüfung, weil gerade bei dieser Art (wie weiter oben beschrieben wurde) außerdem noch ein gut entwickeltes Stridulationssystem F1/P1 vorhanden ist. Ungeklärt ist weiterhin auch die Frage nach der ursprünglichen Bedeutung der weiblichen Stridulationssysteme. Die von Faber (1953) bei *Polysarcus denticauda* beobachteten Übergänge zwischen Abwehr- und Antwortstridulation könnten z. B. als Hinweis dafür angesehen werden, daß das weibliche System primär (u. a.?) der Abwehr gedient hat.

c) Evolution und Bedeutung der „Rückantwort" von *Platystolus martinezi*

Für die Evolution der Rückantwort der ♂ von *P. martinezi*, durch die es zu einem Wechselgesang höherer Ordnung zwischen ♂ und ♀ kommt, gibt es zwei Denkmöglichkeiten: die Rückantwort könnte 1) eine Neuentwicklung darstellen oder 2) einem ursprünglich längeren, zusammenhängenden Gesang der ♂ „entliehen" worden sein. Die zweite Möglichkeit erscheint uns wahrscheinlicher. Vertreter der nah verwandten Gattung *Callicrania* — *C. monticola* und *C. seoanei* — zeigen nämlich Gesangsverse, die am Ende durch mehrere (in der Regel drei, bei *C. seoanei* aber in seltenen Fällen bis 6) lange, besonders betonte und vom restlichen Gesang gut abgesetzte Endsilben charakterisiert sind. Dieser Gesangstyp ist wahrscheinlich für die Gattungen *Platystolus* und *Callicrania*, die nur schwer gegeneinander abzugrenzen sind, als ursprünglich anzusehen (sekundär können die Endsilben auch wie bei *Callicrania miegi* verkürzt sein, oder sie wurden — wie bei *Callicrania bolivari* und *Platystolus obvius* — ganz reduziert; Pfau & Schroeter in Vorb.). Als phylogenetisches Übergangsstadium zu *P. martinezi* kann man sich einen Wechselgesang zwischen ♂ und ♀ vorstellen, bei dem die weibliche Antwort genau in der Pause vor den betonten Endsilben, also innerhalb des männlichen Gesanges erfolgte. Später könnten die Endsilben dann leicht „eigenständig" geworden sein.

Über die biologische Bedeutung der bei *P. martinezi* beobachteten Rückantwort-Stridulation der ♂, für die es anscheinend bei Heuschrecken bis jetzt keine Parallele gibt, können vorerst nur Vermutungen angestellt werden. Nach den bisherigen Befunden zu urteilen, wird im Lebensraum von *P. martinezi* ein besonders enges Netz akustischer Kommunikation geknüpft: ♂ werden durch ♂ zum Gesang angeregt und ♀ durch ♀; die männlichen Werbegesänge provozieren Antwortrufe der ♀, die Antworten der ♀ wiederum Rückantworten und weitere Werbegesänge der ♂, wobei die Rückantworten anscheinend für die ♀ besonders stimulierend sind. Gerade dadurch, daß die ♀ Serien von Antwortrufen abgeben können, die sich auf die Gesänge mehrerer ♂ beziehen, und damit auch bisher nicht beteiligte ♂ zu Rückantwort und Werbegesang anregen, kann — sozusagen in einem verkürzten Verfahren — eine rasch wachsende Anzahl beteiligter Individuen erreicht werden. Die Stimulierung der ♀ wird andererseits in dichten Populationen mit zahlreichen rückantwortenden ♂ wahrscheinlich erheblich verstärkt. (Darauf deuten auch unsere Beobachtungen hin: eines der ♀ wurde zu so hoher Gesangsaktivität angeregt, daß sogar der Bezug zu bestimmten männlichen Gesängen nicht mehr erkennbar war.) In diesem Fall kann sich das ♀ zunächst abwartend verhalten und seine Entscheidung erst spät treffen. In schlechten Jahren mit dünnen Populationen könnte ein derartiges Kommunikationssystem von größter Bedeutung für die Art sein und die Geschlechterfindung erheblich verbessern: Das ♀ bekommt durch die Rückantwort präzise Kenntnis von einem sich nähernden, an ihm interessierten ♂; ein einmal geknüpfter Ruf-Kontakt bleibt mit größerer Wahrscheinlichkeit erhalten und führt v. a. dann zu einer beschleunigten Geschlechterfindung, wenn das ♀ bei der Annäherung des rückantwortenden ♂ nicht nur am Ort verharrt, sondern sich sogar auf das ♂ zubewegt. (In dieser Hinsicht besteht anscheinend bei den antwort-stridulierenden Laubheuschrecken — im Gegensatz zu Heller & Helversen 1986, die von einer Bewegungsaktivität der ♂ ausgehen — keine Konstanz: bei der Sattelschrecke *Uromenus stali*, deren ♀ ebenfalls antworten, konnten wir z. B. beobachten, daß es das Weibchen war, das sich dem ruhig sitzenden ♂ aktiv näherte; Hartley et al. 1974 erwähnen außerdem Hinweise auf ein gegenseitiges Annähern der ♂ und ♀ bei *Platystolus obvius*.)

Zusammenfassung

Bei der Sattelschrecke *Platystolus martinezi* antworten die ♀ nach einem Zeitintervall von 0,2—0,1 Sekunden (22 °C) mit einer einzigen, charakteristisch strukturierten Schließsilbe auf den differenzierten, langen Werbegesang der ♂. Nach 0,1—0,2 Sekunden erhalten die ♀ ihrerseits von den ♂ eine charakteristische „Rückantwort", die aus 1—7 (meist 4—5) verlängerten Silben mit weniger dicht stehenden Einzelimpulsen besteht. Es wird angenommen, daß die Rückantwortsilben den betonten Endsilben eines ursprünglich zusammenhängenden, längeren Gesangs entsprechen. Die mögliche Bedeutung des komplexen Wechselgesangs zwischen ♂ und ♀ wird diskutiert. Ein Vergleich des „doppelten" Stridulationsapparates der ♂ von *P. martinezi* mit dem Singapparat der ♀ sowie mit den Stridulationssystemen anderer Gruppen der Tettigoniidae ergibt, daß ein doppelter Stridulationsapparat wahrscheinlich bereits im Grundplan bei beiden Geschlechtern vorhanden war. Der (wahrscheinlich mehrfach unabhängig evoluierten) weiblichen Antwort-Stridulation liegt demnach ein in den verschiedenen Gruppen homologes Teilsystem eines phylogenetisch alten, ursprünglich doppelten Stridulationsapparates zugrunde.

Literatur

Faber, A. (1953): Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler) Teil I. — Staatl. Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Hartley, J. C., D. J. Robinson & A. C. Warne (1974): Female response song in the Ephippigerines *Steropleurus stali* and *Platystolus obvius* (Orthoptera, Tettigoniidae). — Anim. Behav. 22: 382—389.

Hedwig, B. & N. Elsner (1985): Sound production and sound detection in a stridulating acridid grasshopper (*Omocestus viridulus*). — In: Kalmring, K., Elsner, N.: Acoustic and vibrational communication in insects, 61—72. Parey, Hamburg und Berlin.

Heller, K.-G. (1984): Zur Bioakustik und Phylogenie der Gattung *Poecilimon* (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae). — Zool. Jb. Syst. 111: 69—117.

— & D. v. Helversen (1986): Acoustic communication in phaneropterid bushcrickets: species-specific delay of female stridulatory response and matching male sensory time window. — Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 189—198.

Peinado, M. V. & J. Mateos (1986): El genero *Platystolus* Bolívar en la Peninsula Iberica (Orthoptera, Ephippigerinae). — Eos 62: 175—186.

Pfau, H. K. & B. Schroeter (in Vorb.): Die Gesangsmuster der iberischen Pycnogastrinae und Ephippigerinae (Orthoptera, Tettigoniidae).

Wolf, H. (1985): Monitoring the activity of an auditory interneuron in a free-moving grasshopper. — In: Kalmring, K., Elsner, N.: Acoustic and vibrational communication in insects, 51—60. Parey, Hamburg und Berlin.

Dr. H. K. Pfau, Institut für Zoologie, Universität, D 6500 Mainz; Dr. B. Schroeter, Im Münchfeld 60, D 6500 Mainz.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 43—47	Bonn, März 1988

Zur Bedeutung von Wespen (Vespidae) als Nahrung des Dachses (*Meles meles* L.)

Paul Schmid & Peter Lüps

Abstract. Wasps as food of badgers from the Swiss midlands were analyzed. They have been found mainly in stomachs from September. In 1980 many more wasps were consumed than in any other year. Three species occurred: *Paravespula vulgaris* was the most frequent, followed by *P. germanica*; only few *Dolichovespula saxonica* occurred in one single stomach. Ecological aspects of the predator and of the prey species are discussed.

Key words. *Meles meles*, stomach-content, feeding ecology, Vespidae, Swiss midlands.

Einleitung

Bei der Untersuchung des Mageninhalts von Dachsen (*Meles meles* L., Mustelidae, Carnivora) aus dem bernischen Mittelland fanden sich Vertreter der Familie Vespidae (Hymenoptera) in überraschend großer Zahl (13,6 % des Gesamtvolumens, Stocker & Lüps 1984). Am weitaus häufigsten vertreten war *Paravespula vulgaris* (L.), sowohl mit Imagines wie mit Larven und Teilen von Waben. Dieser Befund weist darauf hin, daß nicht einzelne Tiere, sondern offensichtlich ganze Nester mit der Brut und den zur Zeit des dämmerungs- und nachtaktiven Dachses weitgehend ruhenden Alttieren gefressen wurden. Entsprechende Feldbeobachtungen erwähnen Brehm (1864), Davies (1936) und Neal (1986). Auch Andersen (1954), Skoog (1970) und Wiertz (1979) erwähnen Faltenwespen als Dachsbeute anhand von Magen- oder Kotanalysen. Bei all den genannten Untersuchungen wurde die Bedeutung von Wespen als Nahrung für den Dachs ausschließlich quantitativ und bezogen auf den Dachs diskutiert. Entomologischen Gesichtspunkten und etho-ökologischen Aspekten bei der Dachs-Ernährung wurde wenig Beachtung geschenkt. Die eingangs erwähnte Magenuntersuchung wird deshalb hier in Bezug auf die Faltenwespen einer detaillierteren Betrachtung unterzogen.

Herkunft der Tiere — Methode

Herkunft der Mägen

Alle Mägen stammen aus dem bernischen Hügelland, südlich einer Linie Bern—Langnau i. E. (1973—1982, Stocker & Lüps 1984). Eine genaue Lokalisation der ausgegrabenen Nester ist nicht möglich, da der in allen Fällen bekannte Abschuß- oder Unfallort des Dachses unter Umständen mehrere hundert Meter vom Ernährungsort entfernt liegen kann, mit möglichen Verschiebungen in der Vertikalen von über hundert Metern (M. Graf, pers. Mitt.). Immerhin läßt sich sagen, daß eine Erbeutung der Wespen in allen Fällen zwischen 500 und 950 m ü. M. erfolgt sein mußte. Aus den genannten Gründen lassen sich keine Angaben über den Lebensraum gewinnen, in welchem die Insekten ausgegraben worden sind.

Methode der Bestimmung — Auswertung

Die Artbestimmung der in Alkohol aufbewahrten Wespenimagines erfolgten mit Hilfe eines Binokulars unter Beiziehung verschiedener Bestimmungsschlüssel (Klötzli 1970, Wolf 1986).

Männchen und Weibchen konnten in den meisten Fällen wegen fehlender oder unvollständiger Fühler nicht unterschieden werden, weshalb eine Auswertung bezüglich Geschlechterverteilung undurchführbar wurde. Die Larven und Puppen wurden nicht bestimmt. Für eine statistische Auswertung war die Zahl der Stichproben zu gering und zu ungleichmäßig auf die einzelnen Jahre und Jahreszeiten verteilt.

Resultate

Übersicht (vgl. Tab. 1)

In 16 von 138 untersuchten Mägen waren Wespen vorhanden (12 %). Unter Weglassung der als „leer" bezeichneten Mägen (≦20 ml Inhalt, Stocker & Lüps 1984) verbleiben 85 Mägen, von denen 13 Wespen enthielten (15 %). Bei deren 7 (54 %) bildeten Wespen die Hauptbeute (= höchster Volumenanteil aller Beutekategorien in einem Magen).

Tabelle 1: Wespen als Beute in Dachs-Mägen mit >20 ml Inhalt. — Wasps as prey in stomachs with >20 ml of content.

Datum	Sex	ml Wespen	%	Hauptbeute
1. 9. 1974	♀	112	99,1	W
15. 9. 1978	♀	173	46,1	Z
24. 9. 1978	♀	8	4,0	M
5. 9. 1979	♀	26	10,4	R
12. 9. 1979	♂	40	14,5	Z
14. 8. 1980	♀	75	91,5	W
10. 9. 1980	♀	305	95,9	W
10. 9. 1980	♂	228	97,9	W
13. 9. 1980	♀	58	13,0	Z
15. 9. 1980	♂	210	100,0	W
20. 9. 1980	♀	155	66,8	W
24. 9. 1980	♀	35	17,4	M
1. 10. 1981	♀	405	99,3	W
„leere", d. h. nicht berücksichtigte Mägen				
22. 9. 1980	♀	3	60,0	
4. 8. 1981	♂	7	100,0	
27. 8. 1981	♂	9	75,0	

M = Mais, W = Wespen, Z = Zwetschgen — M = maize, W = wasps, Z = plums

Aufteilung nach Jahren

Von den 13 „vollen" Mägen stammen 7 (54 %) aus dem Jahr 1980. Bei 5 von diesen bildeten die Wespen die Hauptbeute (71 %). Aus diesem Befund muß geschlossen werden, daß das Angebot an Wespen als potentielle Dachsnahrung (Erdnester) 1980 deutlich größer war als in anderen Jahren. Diese Vermutung wird gestützt durch die Statistik der Berner Berufsfeuerwehr: zwischen 1974 (Beginn der entsprechenden Aufzeichnungen) und 1982 (Ende der Dachs-Sammeltätigkeit durch das Naturhistorische Museum) brachten 1980 und 1982 jeweils ein Mehrfaches an Einsätzen zur Entfernung von Wespennestern in Gebäuden (U. Gugger briefl.).

Aufteilung nach Jahreszeiten

In 13 von 85 „vollen" Mägen waren Wespen nachweisbar (15 %). Von diesen 85 Mägen stammen 16 aus dem Monat September. Deren 11 enthielten Wespen (69 %), d. h., daß 11 von 13 Mägen mit Wespen als Inhalt aus diesem Monat stammen. Die beiden anderen fallen auf den 14. 8. und 1. 10.

Artenspektrum

Nester der Gemeinen Wespe (*Paravespula vulgaris*) erbeuteten die Dachse am häufigsten. In 15 von den insgesamt 16 Wespen enthaltenden Mägen fand sich diese Art. Der Magen eines am 12. September verunfallten Dachses enthielt neben *P. vulgaris* als Besonderheit in geringer Zahl Imagines der Deutschen Wespe (*Paravespula germanica*). Mit 14,5 Volumenprozent stellten Wespen bei diesem Tier aber nicht die Hauptbeute. Nur der Magen eines am 14. August abgeschossenen Dachses enthielt Vertreter einer anderen Wespengattung, nämlich in relativ bescheidener Anzahl Imagines (Mageninhalt nur 7 ml) der Sächsischen Wespe (*Dolichovespula saxonica*).

Diskussion

Dachs

Auf den ersten Blick spielen Wespen zwar weder volumenmäßig (14 %) noch nach der Häufigkeit des Vorkommens eine wesentliche Rolle als Beute für den Dachs. Sie bilden aber, wie Kirschen und Zwetschgen, eine jener Beutekategorien, welche während kurzer Zeit lokal breit gestreut und in relativ großer Menge zur Verfügung stehen und dann sehr intensiv genutzt werden (Lüps et al. i. Druck). Auch die zum Teil hohen Magenfüllungen (bis 400 ml) zeigen, daß Wespen zur Zeit ihrer höchsten Individuendichte (jahreszeitlich: September, nach Jahren: 1980; alle Mägen aus dem September 1980 enthielten Wespen!) weit mehr als eine Zufallsbeute darstellen. Wird diese Quelle erst dann genutzt, wenn sie in hoher Dichte vorliegt, ihre Nutzung (= Ausgraben!) also profitabel ist? Darauf weisen zwei Beobachtungen hin: 1) Wespen sind schon vor Ende August vorhanden, werden aber vom Dachs kaum genutzt, wohl aber von andern Beutegreifern, z. B. Wespenbussard (*Pernis apivorus*) und 2) sind Einzelindividuen und geringe Individuenzahlen in den Mägen relativ selten. Dies zeigt, daß sich der Dachs auf neu sich öffnende, rasch an Erreichbarkeit und Menge zunehmende Beutekategorien umstellen kann, auch wenn andere an sich noch reichlich vorhanden wären (Zwetschgen, Nüsse) oder in zunehmendem Maß erreichbar werden (Mais). Ein Nest dürfte bei den für *Paravespula* bekannten hohen Individuenzahlen (Archer 1972, Wolf 1986) für eine Magenfüllung ausreichen. Daß aber lediglich 6 von 13 Mägen mehr als 90 Volumenprozent Wespen enthielten, daß in einem Magen Vertreter zweier Vespidae-Arten vorhanden waren, bestätigt andererseits die Naschhaftigkeit des Dachses, der eine an sich leicht erreichbare Nahrungskomponente nur ungenügend nutzt und sich fast regelmäßig noch anderer Beute scheinbar zufällig zuwendet (T. Roper, S. Findley briefl.). Dieses Verhalten dürfte das Auffinden neuer Nahrungsquellen begünstigen. Wie weit die Wespen für die Anlage von Fettreserven für den Winter von Bedeutung sind, ist schwierig abzuklären. Wegen ihrer kurzzeitigen Erreichbarkeit spielen sie im Populationsgeschehen wohl keine überragende Rolle, wie dies bei anderen auf Wespen spezialisierten Beutegreifern der Fall ist (z. B. Wespenbussard, Glutz von Blotzheim, Bauer & Bezzel 1971, Schubert 1977, Kostrzewa 1987).

Wespen

Das Artenspektrum der erbeuteten Faltenwespen gibt nicht nur einen Hinweis auf die Jagdstrategie des Dachses, sondern steht auch in guter Übereinstimmung mit der Phänologie und Biologie der erbeuteten Wespen. Sowohl die am häufigsten gefundene *P. vulgaris* als auch die *P. germanica* — beide als Ubiquisten bekannt — nisten in der Regel in unterirdischen Räumen auf Wiesen, aber öfters auch im Walde (Zahradnik 1985, Wolf 1986), d. h. an Orten, die dem als Bodenjäger bekannten Dachs relativ einfach zugänglich sind. Von allen einheimischen Vespidae bauen die beiden genannten Arten die größten Nester, wenn wir von der vorwiegend in oberirdischen Räumen nistenden Hornisse (*Vespa crabro*) absehen. Individuenmäßig am größten sind die Wespenvölker von Mitte Ausgust—September, wenn die männlichen Geschlechtstiere und später die jungen Königinnen erscheinen (Archer 1972, 1981, 1985, Wolf 1986). Das ist denn auch die Zeit, wo es für den opportunen Beutegreifer vorteilhaft ist, Wespennester auszunehmen. Kaum verwunderlich ist es, daß *Dolichovespula* nur bei einem einzigen Tier vom August gefunden wurde. Diese Wespenart baut ihre im Verhältnis zu den vorigen Arten viel kleineren Nester selten in für den Dachs zugänglichen unterirdischen Räumen oder an Stellen in Bodennähe. Ihre Völker gehen, nach Zahradnik (1985), im Laufe des August zugrunde.

Der Einfluß des Dachses auf das Populationsgeschehen der Faltenwespen ist schwer abzuschätzen. Da der Eingriff erst bei hohen Individuendichten erfolgt und offensichtlich die Nester nicht immer vollständig ausgeplündert werden, besteht durchaus die Chance, daß eine oder mehrere begattete Königinnen am Leben bleiben — den anderen Nestbewohnern kommt ja kurz vor der Einwinterung nur noch eine untergeordnete Bedeutung zu, weil sie sowieso absterben. Zudem erwischt ein Dachs wohl kaum alle Nester in seinem Beuteterritorium.

Wohl einfacher abzuschätzen dürfte der Einfluß des Wetters auf die Populationsentwicklung der Wespen sein, wobei mögliche wetterunabhängige Zyklen das Bild verwischen könnten (Archer 1985).

Danksagung

Wildhüter Fritz Thuner (Großhöchstetten), der die meisten Mägen eingeliefert, Dr. Gerold Stocker (Naturhistorisches Museum Basel), der die Mägen ursprünglich analysiert und auf Mängel im Manuskript hingewiesen, Wm. Urs Gugger, der die „Wespen-Einsätze" der Berner Berufsfeuerwehr zusammengestellt und Dr. Tim Roper (University of Sussex), der mit Kritik und Anregungen stets aufbauend mitgewirkt hat, schulden wir aufrichtigen Dank.

Zusammenfassung

Bei der Analyse von 138 Mägen von Dachsen aus dem bernischen Mittelland fanden sich Faltenwespen (Vespidae) mit 14 % Volumen und 12 % der Häufigkeit des Vorkommens. Mit Abstand am häufigsten wurden Imagines, Larven und Waben von *Paravespula vulgaris* erbeutet. 75 % des Wespen-Volumens und 85 % des Vorkommens fallen auf den Monat September. Dachse scheinen Wespen als Nahrungsquelle erst dann zu nutzen, wenn die Staaten sich dem Maximum der Individuendichte nähern. Sie werden dann sehr intensiv genutzt, auch wenn andere Nahrungsquellen zur Verfügung stünden. Im Jahr 1980 scheinen sehr viele Wespen-staaten und diese in großer Individuendichte vorhanden gewesen zu sein („Wespenjahr"). Die Bedeutung der Wespen als Nahrungsquelle für den Dachs im Herbst und deren Zusammenhang mit der Phänologie und Biologie der erbeuteten Arten werden diskutiert.

Literatur

Andersen, J. (1954): The food of the Danish badger (*Meles meles danicus*) with special reference to the summer months. — Dan. Rev. Game Biol. 3: 1—75.

Archer, M. E. (1972): Studies of the seasonal development of *Vespula vulgaris* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) with special reference to queen production. — J. Ent. (A) 47: 45—59.

— (1981): Successful and unsuccessful development of colonies of *Vespula vulgaris* (Linn.) (Hymenoptera: Vespidae). — Ecol. Entomol. 6: 1—10.

— (1985): Population dynamics of the social wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in England. — J. Animal Ecol. 54: 473—485.

Brehm, A. E. (1864): Illustriertes Thierleben. Band 1. — Bibliographisches Institut, Hildburghausen.

Glutz von Blotzheim, U. N., K. M. Bauer & E. Bezzel (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 4. — Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. M.

Klötzli, A. (1970): Bestimmungsschlüssel nach Schmiedeknecht (1930) und Blüthgen (1961). — Manuskript Zool. Inst. Univ. Bern (unveröffentlicht).

Kostrzewa, A. (1987): Einflüsse des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzung des Wespenbussards (*Pernis apivorus*). — Die Vogelwarte 34: 33—46.

Lüps, P., T. J. Roper & G. Stocker (i. Druck): Stomach contents of badgers (*Meles meles* L.) in central Switzerland. — Mammalia (in press).

Neal, E. (1986): The Natural History of Badgers. — Croom Helm, London & Sidney.

Schubert, W. (1977): Brutausfälle beim Wespenbussard *Pernis apivorus* in Baden-Württemberg. — Anz. Orn. Ges. Bayern 16: 171—175.

Skoog, P. (1970): The food of the Swedish badger. — Viltrevy 7: 1—120.

Stocker, G., & P. Lüps (1984): Qualitative und quantitative Angaben zur Nahrungswahl des Dachses *Meles meles* im Schweizerischen Mittelland. — Rev. Suisse Zool. 91: 1007—1015.

Wiertz, J. (1979): De voedsel-ecologie van de das (*Meles meles* L.) in Nederland. RIN-rapport 79/9. — Rijksinstitut voor Natuurbeheer, Leersum.

Wolf, H. (1986): Die Sozialen Faltenwespen (Hymenoptera: Vespidae) von Nordrhein-Westfalen. — Dortmunder Beitr. Landeskde 20: 65—118.

Zahradnik, J. (1985): Bienen, Wespen, Ameisen. Die Hautflügler Mitteleuropas. — Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.

Dr. Paul Schmid und Dr. Peter Lüps, Naturhistorisches Museum der Burgergemeinde Bern, Abt. Wirbeltiere, Bernastraße 15, CH-3005 Bern.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 49—58	Bonn, März 1988

Durchflußzytophotometrische DNA-Bestimmung bei ausgewählten Amphibien- und Reptilien-Arten

Wolfgang Ulrich, Barbara Fritz & Johannes Peter Fritz

Abstract. Flow cytometric DNA-determinations were made from cells of 10 amphibian and 16 reptile species stained with the DNA specific fluorochrome DAPI. The absolute DNA content (in pg/cell) was calculated by using chicken red blood cells as an internal standard. Nucleated red blood cells had a lower DNA content than cells prepared from tissues. Different values of nuclear DNA in erythrocytes from female and male animals were determined within the genus *Xenopus*, females being a little bit higher in DNA amount. Intragenic DNA contents of amphibians and reptiles are almost uniform. Differences between species of the same family and within single genera could be detected. Flow cytometry is a suitable, rapid and sensitive technique for direct and quantitative examination of cellular DNA and may be used as an additional cytogenetic marker in the taxonomy of animals.

Key words. Flow cytometry, DNA content, amphibians, reptiles.

Einleitung

Genetische Untersuchungsmethoden liefern in vielen Fällen entscheidende Grundlagen für die zoologische Taxonomie und Phylogenie. Weit verbreitet sind bisher Chromosomenanalysen, Serumproteinelektrophorese, Immunologie und DNA-Hybridisierung. Als weitere Methode wurde die Bestimmung der Polynukleotidsequenzen der DNA beschrieben (Hoyer et al. 1964). Eine neue, einfache, sensitive und schnelle Technik zytogenetischer DNA-Untersuchungen ist die Durchflußzytophotometrie (Flow Zytometrie, engl. Flow Cytometry, abgekürzt FCM; Crissman et al. 1975, Mendelsohn 1980). Unter Verwendung von internen Standards mit bekanntem DNA-Gehalt pro Zelle, wie z. B. Hühnererythrozyten, kann der absolute DNA-Gehalt (in pg/Zelle) von unbekanntem Zellmaterial bestimmt werden. Grundvoraussetzung der FCM-Technik ist die Herstellung von Einzelzellsuspensionen. Dieses kann durch enzymatische Aufarbeitung oder mechanische Zerkleinerung von Geweben (Zante et al. 1976, Brattain 1979, Thornthwaite et al. 1980) erfolgen. Bei höheren Vertebraten mit Ausnahme der meisten Säuger bietet sich zudem die Untersuchung von Blutzellen an, da die Erythrozyten dieser Tiere über einen intakten Zellkern verfügen. Die ersten durchflußzytophotometrischen DNA-Untersuchungen an Amphibien wurden von Coulson und Mitarbeitern (1977) durchgeführt.

In dieser Arbeit soll der Einsatz der Flow Zytometrie zur Bestimmung des DNA-Gehalts als zusätzliches taxonomisches Kriterium am Beispiel einiger Amphibien und Reptilien dargestellt werden.

Material und Methoden

Eine Amphibienart und die meisten Reptilien wurden auf Exkursionen in den Nahen Osten (Ägypten, Syrien) und Südwest-Arabien (Arabische Republik Jemen) gesammelt. Eine genaue

Beschreibung der geographischen Verbreitung, Morphologie und Ökologie liegt bereits vor (Fritz 1985, Schütte 1986, Fritz & Schütte 1987a, 1987b, 1987c). Alle weiteren untersuchten Amphibien stammen aus Nachzuchten (Schütte & Spieler 1986). Folgende Arten (mit Ursprungsgebiet) wurden mit der FCM-Methode untersucht:

Amphibia: Urodela	
Pipidae:	*Pipa carvalhoi* (Brasilien)
	Pipa pipa (Peru)
	Xenopus borealis (Kenia)
	Xenopus laevis (Südafrika)
	Xenopus muelleri (Südliches Afrika)
	Xenopus tropicalis (Elfenbeinküste)
	Xenopus spec. (Süd-Amerika)
Bufonidae:	*Bufo pentoni tihamicus* (Arabische Republik Jemen)
	Bufo guttatus (Süd-Amerika)
Hylidae:	*Osteocephalus verruciger* (Peru)
Reptilia: Sauria	
Gekkonidae:	*Hemidactylus flaviviridis* (Hoddeidah; Jemen)
	Hemidactylus frenatus (unbekannt)
	Hemidactylus turcicus parkeri (Bajil; Jemen)
	Ptyodactylus hasselquistii (At Tur; Jemen)
	Ptyodactylus guttatus (Assuan; Ägypten)
	Ptyodactylus annularis (Assuan; Ägypten)
	Tarentola annularis (Assuan; Ägypten)
Agamidae:	*Agama impalearis* (Marokko)
	Agama yemenensis (Sana'a; Jemen)
	Agama stellio (Dara'a; Syrien)
Scincidae:	*Chalcides ocellatus* (Kreta; Griechenland)
	Chalcides ocellatus (Palmyra; Syrien)
	Mabuya brevicollis (At Tur; Jemen)
	Mabuya brevicollis (Hoddeidah; Jemen)
Chamaeleonidae:	*Chamaeleo calyptratus* (Damt; Jemen)
	Chamaeleo calyptratus (Volksrepublik Jemen)

Hühnererythrozyten (CRBC) wurden zur Eichung des Flow Zytometers und als interner Standard verwendet. Der absolute DNA-Gehalt der CRBC wurde in Vorversuchen nach der Diphenylaminmethode von Burton (1956) gegen Kälberthymus-DNA bestimmt. Der Mittelwert der Messungen betrug 2.37±0.16 pg. Dieser Wert stimmt mit dem in der Literatur angegebenen Werte von 2.33 pg (Altman & Katz 1976, Fasman 1976) annähernd überein (ein Unterschied von 2 % bei der eigenen Messung). Als Basis wurde der absolute DNA-Gehalt von 2.33 pg/CRBC für die durchflußzytophotometrischen Untersuchungen herangezogen.

Zellaufarbeitung, DNA-Färbung und FCM-Messungen: Blutzellen wurden durch die von Joger et al. (1986) beschriebene Methode für Reptilien gewonnen. Bei Amphibien wurde das Blut durch venöse Punktion im Mundwinkel entnommen. Bei beiden Gruppen wurde pro Art Blut von je einem Individuum mehrfach untersucht. Die Erythrozyten wurden in Plastikröhrchen mit 3.8 % Na-Zitrat und 0.02 % EDTA zur Verhinderung von Blutgerinnung überführt. Ein Tropfen der Erythrozytensuspension wurde zur DNA-Färbung verwendet. Er wurde in eine Färbelösung von 10 µg/ml DAPI (4'6'-diamidinophenylindol) in Phosphatpuffer (PBS) pH 7.2 mit 0.5 % Triton X-100 zugegeben. Weiteres Amphibienmaterial stammte von Kaulquappen in frühen Entwicklungsstadien (Stadium 10—25; Sokol 1975). Zellmaterial aus Reptiliengewebe (Herz, Leber, Lunge) stammte von Tieren, die für histologische und morphologische Untersuchungen bereitgestellt wurden. Das Zellmaterial aus Geweben wurde direkt bei der Aufarbeitung nach der Methode von Thornthwaite et al. (1980) gefärbt. Die Zellen wurden dann ohne Fixierung mit einem PAS-II-Pulse Zytophotometer (Fa. Partec AG, Arlesheim-Schweiz) gemessen (Ulrich & Ulrich 1986).

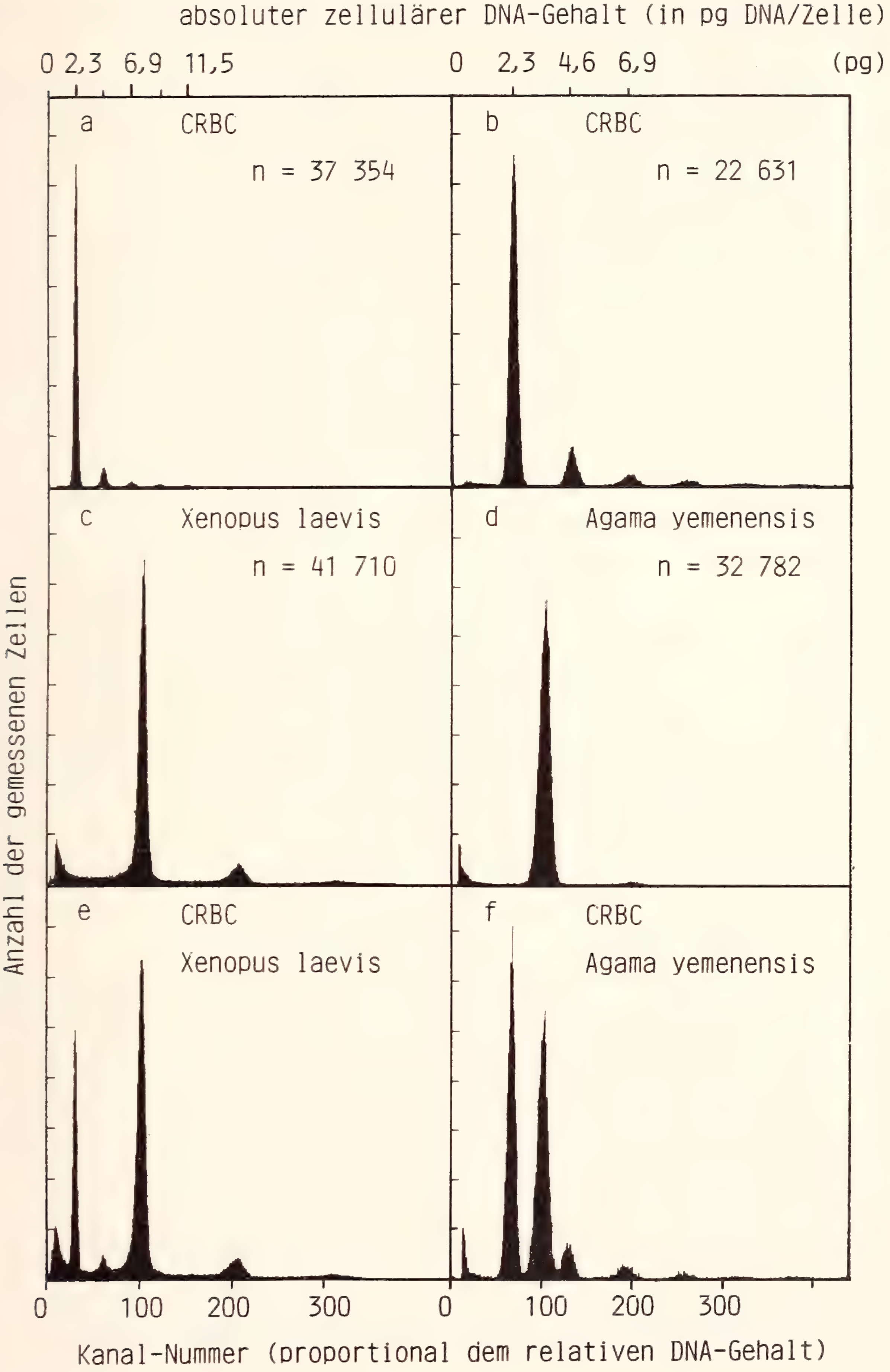


Abb. 1: DNA-Histogramme DAPI gefärbter Zellen. (a und b) Hühnererytrozyten (CRBC); (c) Kaulquappenzellen von *Xenopus laevis*; (d) Erythrozyten von *Agama yemenensis*; (e) simultane Messung von Hühnererythrozyten und *X. laevis* Zellen; (f) simultane Messung von Hühnererythrozyten und *A. yemenensis* Zellen. n = Anzahl der gemessenen Partikel.

Tabelle 1: Durchflußzytophotometrische DNA-Gehalts-Bestimmungen von Amphibienzellen.

Species	Sex*)	Probe	Anzahl der Messungen	DNA-Gehalt pro Zelle (pg)	CV-Werte (%)	Karyotyp (2n)**)
Pipidae:						
Pipa carvalhoi	w.	Blut	3	5,57±0,08	4,0—4,4	22
	m.	Blut	3	5,58±0,05	4,3—4,5	22
	n. b.	Quappe	4	5,61±0,05	2,5—2,6	22
Pipa pipa	m.	Blut	3	5,21±0,03	5,1—5,2	20
Xenopus borealis	w.	Blut	3	7,70±0,17	3,8—4,0	36
	m.	Blut	3	7,59±0,08	3,1—3,4	36
Xenopus laevis	w.	Blut	4	7,09±0,12	4,1—4,6	36
	m.	Blut	3	6,97±0,11	3,8—4,2	36
	n. b.	Quappe	6	7,97±0,08	1,7—3,1	36
Xenopus muelleri	w.	Blut	3	7,36±0,10	3,3—4,4	36
	m.	Blut	3	7,09±0,27	4,3—6,4	36
Xenopus tropicalis	w.	Blut	3	3,86±0,03	4,4—4,6	20
	m.	Blut	3	3,73±0,06	4,3—4,6	20
Xenopus spec.	w.	Blut	3	7,06±0,19	4,2—4,4	—
	n. b.	Quappe	5	7,76±0,29	2,2—3,2	—
Bufonidae:						
Bufo pentoni tihamicus	u.	Blut	3	6,40±0,07	3,4—3,5	—
Bufo guttatus	u.	Quappe	3	7,90±0,14	3,8—4,7	—
Hylidae:						
Osteocephalus verruciger	u.	Quappe	2	6,52±0,23	3,5—4,6	—

*) Sex: w. = weiblich; m. = männlich; n. b. = nicht bestimmbar; u. = unbekannt

**) Literatur: Morescalchi (1973, 1981); Thiebaud & Fischberg (1977)

Ergebnisse

Sämtliche FCM-Histogramme der Amphibien- und Reptilienzellen zeigen das charakteristische DNA-Verteilungsmuster mit Peaks für 2C-Zellen (diploide Zellen der G1- und G0-Phasen des Zellzyklus) und 4C-Zellen (tetraploide Zellen der G2-Phase und der Mitose). Zwischen diesen Peaks befindet sich der Anteil der Zellen, die die S-Phase (DNA-Replikation) durchlaufen. Zellen, die aus Geweben präpariert wurden, besitzen einen höheren S-Phase-Anteil als kernhaltige Erythrozyten. Abbildung 1 zeigt die DNA-Histogramme von Hühnererythrozyten, Kaulquappenzellen von *Xenopus laevis* und von Erythrozyten von *Agama yemenensis*. Die Bestimmung des absoluten DNA-Gehalts ergibt bei den getesteten Amphibien für die Familie Bufonidae 6,40—7,90 pg und für *Osteocephalus verruciger* aus der Familie der Hylidae 6,52 pg DNA/Zelle (s. Tabelle 1). Ein Vergleich der beiden Genera *Pipa* und *Xenopus* ergibt einen niedrigeren DNA-Gehalt bei den *Pipa*-Arten (5,21—5,58 pg) gegenüber 7—8 pg bei den *Xenopus*-Species. Eine Ausnahme stellt *Xenopus tropicalis* dar, der mit 3,73—3,86 pg DNA etwa halb so viel genetisches Material besitzt wie die anderen untersuchten *Xenopus*-Arten. Außerdem konnte an den *Xenopus*-Arten ein um 1,4—3,7 % höherer DNA-Gehalt in den kernhaltigen Erythrozyten von weiblichen Tieren festgestellt werden (s. auch Tabelle 1).

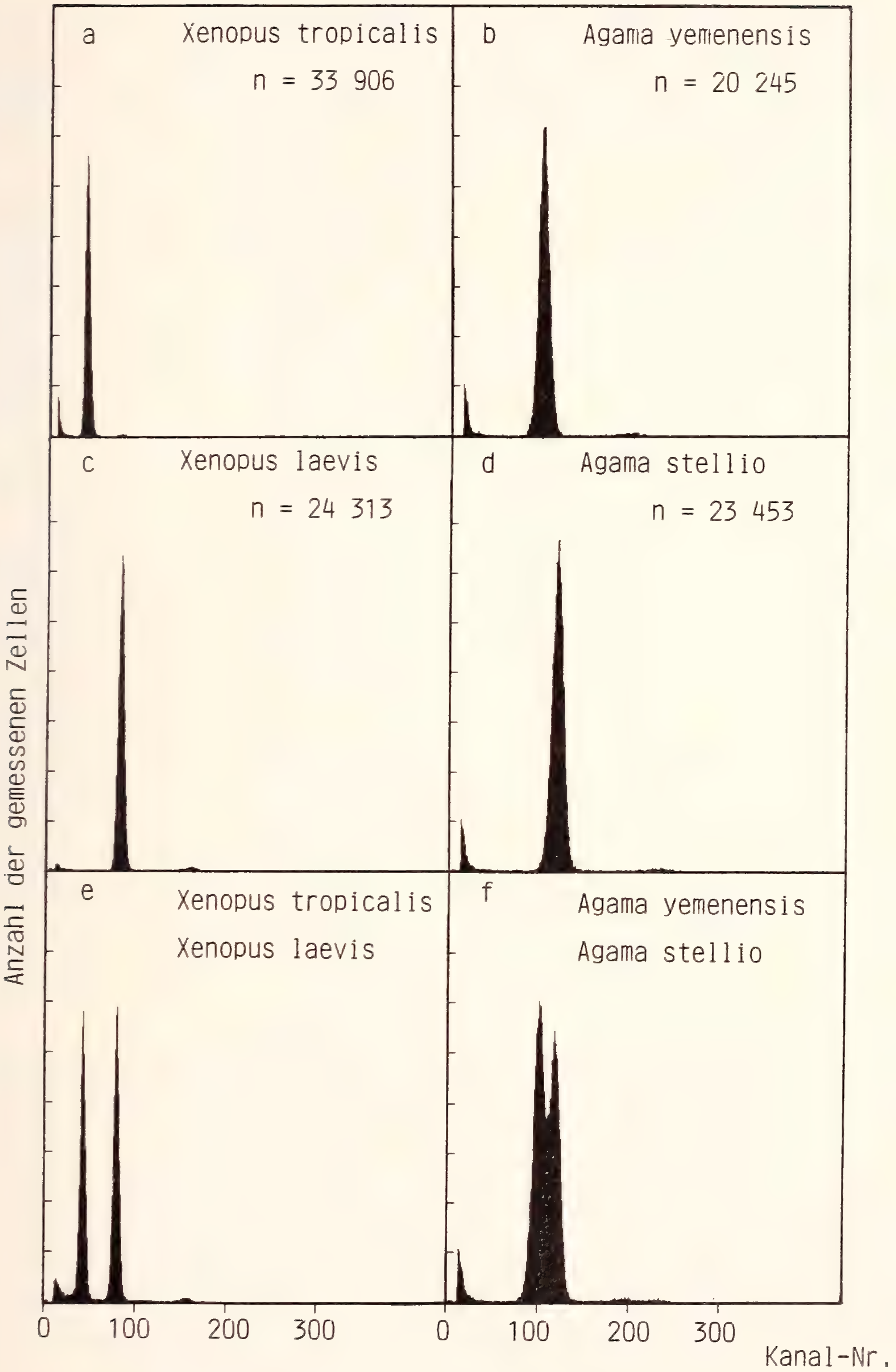


Abb. 2: Vergleich von DNA-Histogrammen. (a) Erythrozyten von *Xenopus tropicalis*; (b) Erythrozyten von *Agama yemenensis*; (c) Erythrozyten von *X. laevis*; (d) Erythrozyten von *A. stellio*; (e) simultane Messung von *X. tropicalis* und *X. laevis*; (f) simultane Messung von *A. yemenensis* und *A. stellio*. n = Anzahl der gemessenen Partikel.

Tabelle 2: Durchflußzytophotometrische DNA-Gehalts-Bestimmungen von Reptilienzellen.

Species	Sex*)	Probe	Anzahl der Messungen	DNA-Gehalt pro Zelle (pg)	CV-Werte (%)	Karyotyp (2n)**)
Gekkonidae:						
Hemidactylus flaviviridis	u.	Blut	3	4,49±0,07	2,8—5,8	46
Hemidactylus frenatus	u.	Blut	3	4,96±0,19	3,9—5,4	46
Hemidactylus turcicus parkeri	w.	Blut	2	3,49±0,07	3,4—4,5	44
Ptyodactylus hasselquistii	u.	Blut	3	4,24±0,05	3,0—4,4	40
Ptyodactylus guttatus	w.	Blut	3	3,82±0,06	2,5—3,5	—
Tarentola annularis	u.	Blut	4	4,50±0,14	3,4—6,8	—
Agamidae:						
Agama impalearis	u.	Blut	3	3,60±0,01	2,4—2,8	—
Agama yemenensis	w.	Blut	4	3,68±0,10	2,5—5,1	—
Agama stellio	w.	Blut	3	4,36±0,06	2,3—2,9	36
Scincidae:						
Chalcides ocellatus (Kreta)	m.	Blut	1	3,36	11,2	26 (28)
Chalcides ocellatus (Palmyra)	u.	Blut	3	3,23±0,22	3,4—3,9	26 (28)
Mabuya brevicollis (At Tur)	m.	Blut	5	2,55±0,05	2,9—3,4	—
Mabuya brevicollis (Hoddeidah)	u.	Blut	3	2,71±0,16	7,1—8,1	—
	u.	Herz	1	3,15	2,6	—
	u.	Leber	1	3,29	3,5	—
	u.	Lunge	1	3,18	3,5	—
Mabuya quinquetaeniata	w.	Blut	7	2,64±0,14	3,4—3,5	—
Chamaeleonidae:						
Chamaeleo calyptratus (Jemen)	m.	Blut	3	3,90±0,08	3,8—4,0	—
	m.	Herz	1	4,45	4,0	—
	m.	Leber	1	4,51	4,1	—
Chamaeleo calyptratus (DRY***)	m.	Blut	2	3,93±0,07	3,4—4,9	—

*) siehe Tabelle 1; **) Literatur: Gorman (1973); Moody & Hutterer (1978); ***) DRY = Demokratische Volksrepublik Jemen

Bei den untersuchten Reptilien ergeben sich Werte von 3,49—4,96 pg in der Familie der Gekkonidae, 3,60—4,36 pg bei den Agamidae, 2,55—3,36 bei den Scincidae und für *Chamaeleo calyptratus* 3,9 pg/Zelle. Diese Ergebnisse entstammen Analysen an Erythrozyten; einen Überblick bietet Tabelle 2. Die in den Tabellen wiedergegebenen CV-Werte (Variationskoeffizienten) sind ein Gradmesser für die Genauigkeit der statistischen Verteilung bei der Messung von einigen Tausend Einzelzellen während einer einzigen FCM-Messung. Der CV-Wert in dieser Arbeit wurde nach der Formel von Thornthwaite et al. (1980) berechnet. In Abbildung 2 sind DNA-Histogramme wiedergegeben, die Unterschiede im DNA-Gehalt von Species innerhalb einer Familie zeigen.

Unterschiedliche DNA-Werte ergaben sich auch zwischen Zellen, die aus Gewebe präpariert wurden, und den kernhaltigen Erythrozyten. Ein höherer Wert wurde dabei in den Gewebezellen ermittelt (siehe Tab. 1 und 2). Ähnliche Verhältnisse gelten auch für murine und menschliche Gewebezellen und Lymphozyten (Tab. 3).

Tabelle 3: Vergleich des Kern-DNA-Gehalts tierischer Blut- und Gewebezellen.

Species	Ursprung der Proben*)	FCM-Messung des Kern-DNA-Gehalts (pg)	Literatur-DNA-Werte**)
Amphibien:			
Pipa carvalhoi	Blut (Erythrozyten)	5,57/5,58	—
	Gewebe (Quappe)	5,61	—
Xenopus laevis	Blut (Erythrozyten)	6,97/7,09	6,0/6,3
	Gewebe (Quappe)	7,97	8,4
Xenopus spec.	Blut (Erythrozyten)	7,06	—
	Gewebe (Quappe)	7,76	—
Reptilien:			
Mabuya brevicollis	Blut (Erythrozyten)	2,55/2,71	—
	Gewebe (Herz/Leber)	3,15—3,29	—
Chamaeleo calyptratus	Blut (Erythrozyten)	3,90/3,93	—
	Gewebe (Herz/Leber)	4,45—4,51	—
Säuger:			
Mus musculus	Blut (Lymphozyten)	5,87	5,31/5,64
	Gewebe (Herz/Leber)	6,81	6,0/6,6
Homo sapiens	Blut (w. Lymphozyten)	6,59	6,50
	Blut (m. Lymphozyten)	6,42	6,50
	Gewebe (Fibroblasten)	7,95	7,94

*) w. = weiblich; m. = männlich; **) Literatur: Altman & Katz (1976); Fasman (1976)

Diskussion

Die Technik der Flow Zytometrie ist eine einfache, schnelle und äußerst sensitive Methode zur Bestimmung von zellulärer DNA (Crissman et al. 1975, Mendelsohn 1980). Die gesamte Prozedur der Präparation, Färbung und Messung mit Ausgabe der Meßdaten dauert ungefähr 10 Minuten. Nur ein einziger Blutstropfen wird benötigt, um Tausende von Zellen in Suspension für die FCM-Analyse zu haben. Dies erscheint besonders von Vorteil für zytogenetische Untersuchungen an kleinen Arten bzw. an Species, die nur in wenigen Exemplaren verfügbar sind. Sehr wichtig für DNA-Untersuchungen ist es jedoch, nur homologes Zellmaterial für Vergleichszwecke heranzuziehen. So besitzen Blut- und Gewebezellen unterschiedliche DNA-Werte (Altman & Katz 1976).

Innerhalb der verschiedenen Amphibien- und Reptilienfamilien kam es oftmals während des evolutionären Prozesses zu einer quantitativen Differenzierung des genetischen Materials; dies gilt sowohl für die Anzahl der Chromosomen als auch für die DNA-Menge. Innerhalb der hier untersuchten Familien läßt sich die Differenzierungstendenz mittels der FCM-Methode gut belegen. Die Ergebnisse stimmen hierbei vollständig mit den Resultaten der bereits früher durchgeführten Karyotypanalysen überein. Innerhalb der untersuchten Pipidae treten 20—36 Chromosomen (Morescalchi 1973, 1981) auf, bei Echsen aus den Familien Gekkonidae 32—46, Agamidae 20—38 (Moody & Hutterer 1978), Scincidae 24—32 und Chamaeleonidae 20—34 (Gorman 1973).

Auch innerhalb einer Gattung sind unterschiedliche Chromosomenzahlen nicht selten (*Xenopus laevis* 36, *X. tropicalis* 20; *Hemidactylus flaviviridris* 46, *H. turcicus* 44) (Gorman 1973; Thiebaud & Fischberg 1977). Duchflußzytophotometrische Messungen erlauben hingegen Aussagen über den absoluten oder relativen DNA-Gehalt. Die DNA-Menge ist hierbei charakteristisch für den jeweiligen Genotyp; da die Variabilität gering ist, kann der Wert als arttypisch angesehen werden. Höhere DNA-Werte korrespondieren mit zunehmender Chromosomenzahl wie z. B. in der Gattung *Xenopus*; *X. tropicalis* mit 20 Chromosomen wird als sehr alte Art angesehen, die völlig abweicht von den Arten mit 36 Chromosomen (Thiebaud & Fischberg 1977, Reumer & Graf 1986). Die Zunahme der DNA bei diesen Tieren wird als Duplikation von genetischem Material interpretiert (Dournon et al. 1984). Unterschiedliche DNA-Werte von weiblichen und männlichen Tieren ergaben sich ebenfalls bei den FCM-Analysen. Diese Unterschiede weisen auf Veränderungen in der chromosomalen Konstitution der einzelnen Geschlechter hin. Bei Säugetieren sind spezifische Geschlechtschromosomen (X, Y) mit unterschiedlichem DNA-Gehalt dafür verantwortlich. Bei Amphibien sollen heteromorphe Regionen einzelner Chromosomen dafür ursächlich sein (Dournon et al. 1984).

Bei dem bisher nicht klassifizierten *Xenopus* aus Tansania (*Xenopus* spec.) ergaben sich Ähnlichkeiten mit *Xenopus laevis*. Die FCM-Daten lassen auf eine enge Beziehung beider Arten schließen. Karyotypanalysen bestätigen diesen Befund (Schütte persönl. Mitteilung). Untersuchungen der *Hemidactylus*-Arten zeigten signifikante Unterschiede im DNA-Gehalt. *H.* (*turcicus*) *parkeri* weist einen geringeren DNA-Gehalt auf als *H. flaviviridis*. Diese Daten stimmen mit Karyotypanalysen beider Arten überein (Gorman 1973). Ähnliche Ergebnisse erbrachten Messungen bei *Ptyodactylus*. *P. guttatus* zeigt geringere DNA-Werte als *P. hasselquistii*. Die frühere Annahme, daß *P. guttatus* eine Subspecies von *P. hasselquistii* sei (Werner 1965) kann damit widerlegt werden, was gut mit den serologischen und morphologischen Ergebnissen von Heimes (1982) übereinstimmt. Untersuchungen an den Agamiden ergaben Unterschiede im DNA-Gehalt/Zelle. Der Karyotyp von $2n = 36$ mit 12 metazentrischen Chromosomen und 24 Mikrochromosomen ist für *Agama stellio* typisch und wird als primitive Form innerhalb der Gattung angesehen (Moody & Hutterer 1978). Bei *Agama impalearis* und *yemenensis* mit bisher unbekanntem Karyotyp wurden niedrigere DNA-Werte als bei *A. stellio* ermittelt. Dieses deutet auf einen Verlust von genetischem Material bei beiden Arten hin, z. B. Verlust an repetitiven Sequenzen. Die Ergebnisse an den beiden Skinken *Chalcides ocellatus* und *Mabuya brevicollis* zeigen, daß die DNA-Menge bei verschiedenen geographischen Populationen konstant ist. So weisen *C. ocellatus* aus Kreta und Syrien nahezu identische Mengen genetischen Materials auf, ebenso die untersuchte dunkle und helle Form (Fritz & Schütte, im Druck) von *M. brevicollis*. Gleiches gilt für *Chamaeleo calyptratus* aus dem Nord- und Süd-Jemen.

Danksagung

Die Autoren danken Herrn Dipl. Biol. F. Schütte, Bonn, für die Bereitstellung des Amphibienmaterials aus seiner Zucht und Herrn Dipl. Biol. F. J. Obst, Dresden/DDR, für die Überlassung des *Chamaeleo calyptratus* aus der Demokratischen Volksrepublik Jemen. Herrn Dr. W. Böhme/Bonn und Herrn Prof. Dr. W. Göhde/Münster sei für ihre konstruktive Beurteilung dieses Manuskriptes gedankt.

Zusammenfassung

Durchflußzytophotometrische DNA-Bestimmungen wurden an Zellmaterial aus 10 Amphibien- und 16 Reptilien-Species durchgeführt. Die Zellen wurden mit dem DNA-spezifischen Fluorochrom DAPI gefärbt, und der absolute DNA-Gehalt/Zelle wurde unter Verwendung von Hühnererythrozyten als internem Standard mit bekanntem DNA-Gehalt ermittelt. Dabei zeigten kernhaltige Erythrozyten einen geringeren DNA-Wert als Zellen, die aus Geweben präpariert wurden. Unterschiede im DNA-Gehalt konnte auch bei Erythrozyten von weiblichen und männlichen Tieren in der Gattung *Xenopus* festgestellt werden, weibliche Tiere zeigten etwas höhere DNA-Werte als männliche. Für jede der untersuchten Species konnte ein charakteristischer DNA-Gehalt ermittelt werden. Für vergleichende durchflußzytophotometrische Untersuchungen ist es unbedingt erforderlich, gleichartiges Zellmaterial zu verwenden, wie an den unterschiedlichen Werten von Blut- und Gewebezellen demonstriert. Die Durchflußzytophotometrie erscheint als schnelle und sensitive Methode bei der Bestimmung zellulärer DNA geeignet, als zusätzlicher zytogenetischer Marker in der zoologischen Taxonomie eingesetzt zu werden.

Schriften

Altman, P. L. & D. D. Katz (1976): Biological Handbook I, Cell Biology. — Fed. Amer. Soc. Exp. Biology (Bethesda).

Brattain, M. C. (1979): Tissue Disaggregation, in: Flow Cytometry and Sorting (Hrsg. Melamed M. R., P. F. Mullany & M. L. Mendelsohn, John Wiley & Sons, New York, S. 193—206.

Burton, K. (1956): A study of the conditions and mechanism of the Diphenylamine reaction for the colometric estimation of Deoxyribonucleic acid. — Biochem. J. 62: 315—322.

Coulson, P. A., A. O. Bishop & R. Lenarduzzi (1977): Quantitation of cellular Deoxyribonucleic acid by flow microfluorometry. — J. Histochem. Cytochem 25: 1147—1153.

Crissman, H. A., P. F. Mullany & J. A. Steinkamp (1975): Methods and application of flow systems for analysis and sorting of mammalian cells. In: Methods in Cell Biology (Hrsg. Prescott D. M.) Vol. 9, Academic Press New York, S. 179—246.

Dournon, C., F. Guillet, D. Boucher & J. C. Lacroix (1984): Cytogenetic and genetic evidence of male sexual inversion by heat treatment in the newt *Pleurodeles poireti*. — Chromosoma 90: 261—264.

Fasman, G. D. (1976): Handbook of biochemistry and molecular biology. — Nucleic Acid, CRC Press Cleveland.

Fritz, J. P. (1985): Zur Kenntnis der Reptilienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit Universität Hohenheim.

— & F. Schütte (1987a): Zur Biologie jemenitischer *Chamaeleo calyptratus* Duméril und Duméril 1851, mit einigen Anmerkungen zum systematischen Status. — Salamandra 23: 17—25.

— & — (1987b): Geckos der Gattung *Pristurus* Rüppel 1835, aus der Arabischen Republik Jemen. — Bonn. zool. Beitr. 38: 47—57.

— & — (1987c): Geckos der Gattung *Pristurus* und *Hemidactylus* aus der Arabischen Republik Jemen. — Bonn. zool. Beitr. 38: 115—128.

— & — (1988): Skinke aus der Arabischen Republik Jemen. — Salamandra, im Druck.

Gorman, G. C. (1973): Chromosomes of the Reptilia, a cytotaxonomic interpretation, in: Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution (Hrsg. Chiarelli, A. B. & E. Capanna) Academic Press, S. 349—424.

Heimes, P. (1982): Untersuchungen zur Systematik der Fächerfinger (Gattung *Ptyodactylus*, Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Diplomarbeit Universität Marburg.

Hoyer, B. H., B. J. McCarthy & E. T. Bolton (1964): A molecular approach in the systematics of higher organisms. — Science 144: 959—967.

Joger, U., E. Wallikewitz & A. Hauschild (1986): Hormon- und serochemische Untersuchungen zur Bestimmung des Geschlechts und zur Überprüfung des Gesundheitszustandes bei *Trachysaurus rugosus* (Gray 1827) (Sauria: Scincidae). — Salamandra 22: 21—28.

Mendelsohn, M. L. (1980): The attributes and application of Flow Cytometry, in Flow Cytometry IV (Hrsg. Laerum O. D., T. Lindomo & E. Thorud) Universitetsforlaget Oslo, S. 15—27.

Moody, S. & R. Hutterer (1978): Karyotype of the agamid lizard *Lyriocephalus scutatus* (L., 1758), with a brief report of the chromosomes of the lizard family Agamidae. — Bonn. zool. Beitr. 29: 165—170.

Morescalchi, A. (1973): Amphibia, in: Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution (Hrsg. Chiarelli, A. B. & E. Capanna) Academic Press, S. 233—348.

— (1981): Karyology of the main groups of African frogs. — Monitore Zool. Ital. (N. S.) Suppl. XV: 41—53.

Reumer, J. W. F. & D. Graf (1986): Contribution to the phylogeny of *Xenopus* (Anura: Pipidae). — Studies. Herpetol. Rocêk Z. (Prag): 107—110.

Schütte, F. (1986): Zur Kenntnis der Amphibienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit Universität Hohenheim.

— & M. Spieler (1986): Zur Haltung und Zucht von *Osteocephalus verruciger* (Werner 1901). Herpetofauna 8, 44: 19—24.

Sokol, O. M. (1975): The phylogeny of anuran larvae, a new look. — Copeia 1—23.

Thiebaud, C. H. & M. Fischberg (1977): DNA content in the genus *Xenopus*. Chromosoma 59: 253—257.

Thornthwaite, J. T., E. V. Sugarbaker & W. J. Temple (1980): Preparation of tissues for DNA flow cytometric analysis. — Cytometry 1, 3: 229—237.

Ulrich, I. & W. Ulrich (1986): Flow cytometric DNA-analysis of plant protoplasts stained with DAPI. — Z. Naturforsch. 41c: 1052—1056.

Werner, Y. L. (1965): Über die israelischen Geckos der Gattung *Ptyodactylus* und ihre Biologie. — Salamandra 1: 15—25.

Zante, J., J. Schuman, B. Barlogie, W. Göhde & T. Büchner (1976): New preparation and staining procedures for specific and rapid analysis of DNA distributions, in: Pulse-Cytometry II (Hrsg. Göhde, W., J. Schuman & T. Büchner) European Press Medicon, S. 97—106.

Dr. W. Ulrich, Dipl. Biol. B. Fritz, Institut für Genetik, Garbenstr. 30, Universität Hohenheim, 7000 Stuttgart 70; Dipl. Biol. J. P. Fritz, Walbrunnenstr. 6, 7000 Stuttgart 70.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 59—72	Bonn, März 1988

A new look at the shrews (Soricidae) of Arabia

R. Hutterer & D. L. Harrison

Abstract. Two species of *Suncus* and five species of *Crocidura* are known from Arabia. Notes on morphology and new distributional records are given in this review. *Crocidura suaveolens* is recorded from Saudi Arabia, and two new taxa are described from Oman and South Yemen. The present shrew fauna of Arabia is a result of different immigrations from Eurasia, Africa, and tropical Asia. The two relic species of southern Arabia probably originate from Pliocene immigrations from East Africa.

Key words. Mammalia, Soricidae, Arabia, taxonomy, distribution, biogeography.

Introduction

Records of shrews from the Arabian peninsula were very scarce until Harrison (1980) and Bates & Harrison (1984) reported on new material, particularly from southern Arabia, that provided significant new information on the distribution of these little known mammals. However, a recent re-investigation of these specimens by the senior author revealed that some of them were not correctly identified and that the material from southern Arabia named *Crocidura suaveolens* in these publications represents a striking new species apparently endemic to Arabia. We therefore review here all the species of Soricidae which occur on the Arabian peninsula and try to ascertain their zoogeographical origins. Some new or unrecorded specimens are included. The geographical setting followed by us is the same as in Harrison (1964ff.).

The main part of the material we report about is in the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks (= HZM); other material was studied at the British Museum (Natural History), London (= BM), the Naturhistorisches Museum Wien (= NMW), and the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (= ZFMK).

The shrews of Arabia

Family Soricidae Gray, 1821
Genus *Suncus* Ehrenberg, 1832

Suncus etruscus (Savi, 1822)

Sorex etruscus Savi, 1822. — Nuovo Giorn. Letterati 1: 60.

Material: BM 67.1253 (unsexed). 25. IV. 1967, Socotra Island, South Yemen, 2800 feet (853 m), 12° 30' N, 54° 00' E; collected by K. M. Guichard.

This new record extends the distribution of the pygmy shrew considerably into SW direction (see maps in Kock & Nader 1983, and Bates & Harrison 1984). There are now four records of pygmy shrews in southern Arabia including Socotra, but only a single record from East Africa (Bahar-Dar, Ethiopia; Corbet & Yalden 1972). This indicates that the species reached Arabia from Asia rather than Africa.

Suncus murinus (Linnaeus, 1766)

Sorex murinus Linnaeus, 1766. — Syst. Nat., 12th ed., 1: 74.

Material: HZM 39.17737 ♀, 12. I. 1984, A'Ali Village, Bahrain, c. 26° 03' N, 50° 33' E; HZM 41.17782 ♀, 27. IV. 1984, Ras Rumman; Bahrain; both coll. A. D. Khalili; HZM 30.14038 ♀, 38.17488 ♂, 12. III. 1984, 40.17781 ♀, 1986, Jeddah (town), 21° 30' N, 39° 10' E, Saudi Arabia; all coll. J. Gasperetti. — Other material listed by Bates & Harrison (1984).

The Asian house shrew is well known as a ship-borne commensal species from seaports and capitals along the Arabian coasts. However, nothing is known about the origin of the Arabian populations and about the time they were brought into the peninsula. Also their taxonomy remains a problem; Cheesman (1920), Harrison (1972) and Gallagher & Harrison (1984) suggested that there may be two different species in Arabia. The fairly large material (26 specimens) we now have at hand indicates a strange morphological variation of the shrews with regard to sex and geography (Fig. 1). Within one population, males are always larger than females. However, both in males and females the external and cranial measurements decrease from Iraq in the north to Saudi Arabia in the south (Tab. 1). Specimens from Basra, Iraq, are largest in body and skull measurements and they have a medium greyish-brown pelage. Specimens from Bahrain are slightly smaller but have considerably longer tails. A real difference exists between these two populations and specimens from Jeddah, Saudi Arabia. They are very small and have a very pale, light-grey pelage. The strong differences between Basra and Jeddah house shrews would indicate two different species but intergrading specimens from Muscat, Oman and Aden, South Yemen show that there is only one species which however varies geographically in colour and size. The beautiful light-grey colour ot the Jeddah sample is not matched by any other specimen from Arabia but by some specimens from East Africa (Hutterer, unpubl.). We therefore think that the present Arabian populations of *Suncus murinus* originate from at least two main invasions: one from (?northern) India into the Arabian Gulf and to Iraq and Bahrain, and another one from Africa across the Red Sea into Yemen and Saudi Arabia.

Table 1: Some external and cranial measurements of adult *Suncus murinus* from Iraq (Basra), Bahrain, South Yemen (Aden) and Saudi Arabia (Jeddah), taken from specimens in the Harrison Zoological Museum and the British Museum (Natural History). Single values and means in millimetres.

Measurement		Basra	Bahrain		Aden	Jeddah	
		1 ♀	5 ♂	5 ♀	1 ♂	2 ♂	2 ♀
Total length	TL	213.5	213.2	190.8	198.0	174.0	157.0
Tail length	T	70.5	82.8	76.0	76.0	69.5	59.0
Hindfoot length	HF	21.0	21.9	19.2	22.0	18.85	17.95
Ear length	E	15.0	14.0	12.8	14.0	11.25	10.8
Condylo-incisive l.	CI	35.1	33.2	30.5	30.7	31.1	29.2
Upper toothrow length	UTRL	15.6	14.1	13.3	13.6	13.3	12.4

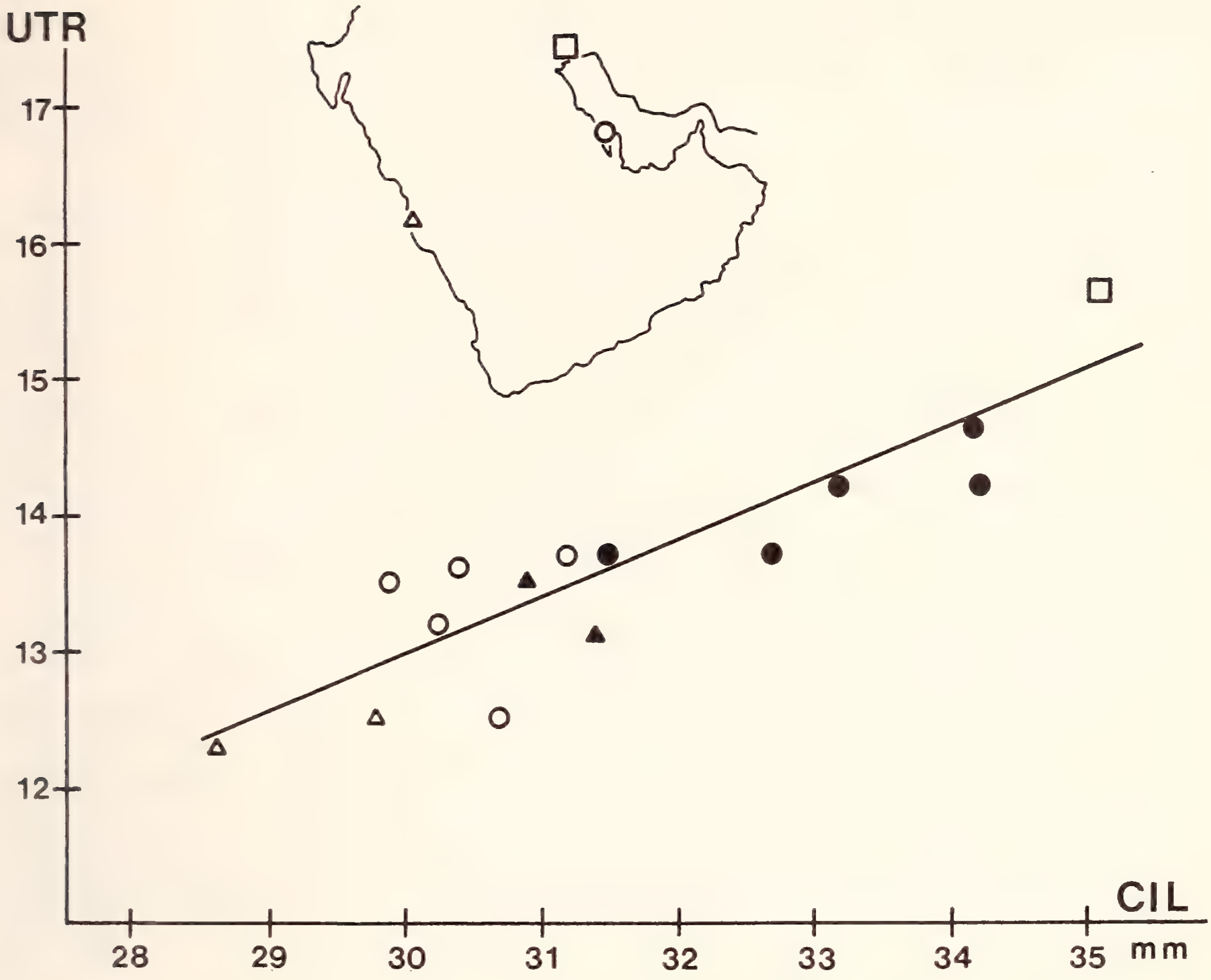


Fig. 1: Geographical and sexual variation of skull size (condylo-incisive length plotted against upper toothrow length) in Arabian *Suncus murinus.* Open symbols = females, black symbols = males; square: Basra, Iraq; circles: Bahrain; triangles: Jeddah, Saudi Arabia.

Genus *Crocidura* Wagler, 1832

Crocidura leucodon (Hermann, 1780)

Sorex leucodon Hermann, 1780. — In Zimmermann, Geogr. Gesch., 2: 382.

No additional material has become available to us since Atallah's (1977) review. South of Turkey the species is only known from a few localities in Lebanon and Palestine. These populations are referred to the subspecies *C. l. judaica* Thomas, 1919 (Harrison 1964; Atallah 1977).

Crocidura lasia Thomas, 1906

Crocidura leucodon lasia Thomas, 1906. — Ann. Mag. nat. Hist. 17: 416.

In its short history this form has been subject to frequent changes. Atallah (1977) was the last who summarized the different views. According to him, only four specimens are known from Lebanon, although many more specimens have been collected in Turkey, Greece and Russia. We have re-examined his material from Lebanon in order to find characters other than size which might distinguish *C. lasia* from the very similar *C. leucodon*, but like many preceding authors we have failed in discovering something special. This again raises some doubt about the taxonomic status of this form. A clear decision probably must await additional information on the karyotype.

Crocidura suaveolens (Pallas, 1811)

Sorex suaveolens Pallas, 1811. — Zoogr. Rosso-Asiat., 1: 133.

Material: HZM 83.11004 (unsexed), skin and skull, 3. XI. 1979, Camp 4, near Bani Mashoor, 22° 50' N, 42° 09' E, Saudi Arabia; coll. R. Fraser.

This unique specimen, reported as *C. russula* (Hermann, 1780) by Bates & Harrison (1984), is the first record of *C. suaveolens* from Saudi Arabia (Fig. 2). Until recently the species has been confused with *C. russula* in the Near East, Arabia and even in the Far East. However, since the work of Catzeflis et al. (1985) we know that the two morphotypes distinguished by numerous authors in the Near East are in fact a single species with a karyotype of *C. suaveolens* (2 N = 40, NF = 50). In consequence, all specimens recorded by earlier authors under the names *russula*, *monacha*, *gueldenstaedti*, or *portali* do probably belong to the species *Crocidura suaveolens*. In Fig. 4 we present a map of the records which we assign to this species. The map is based on Andera (1972), Atallah (1977), Catzeflis et al. (1985), Harrison (1964, 1972), Hellwing (1973), Lay (1967), Nader (1969), Osborn & Helmy (1980), Setzer (1960), Simsek (1980), Spitzenberger (1970) and Vereshchagin (1967). In addition we have mapped two hitherto unrecorded specimens from Iran: HZM 11.6142 from Lake

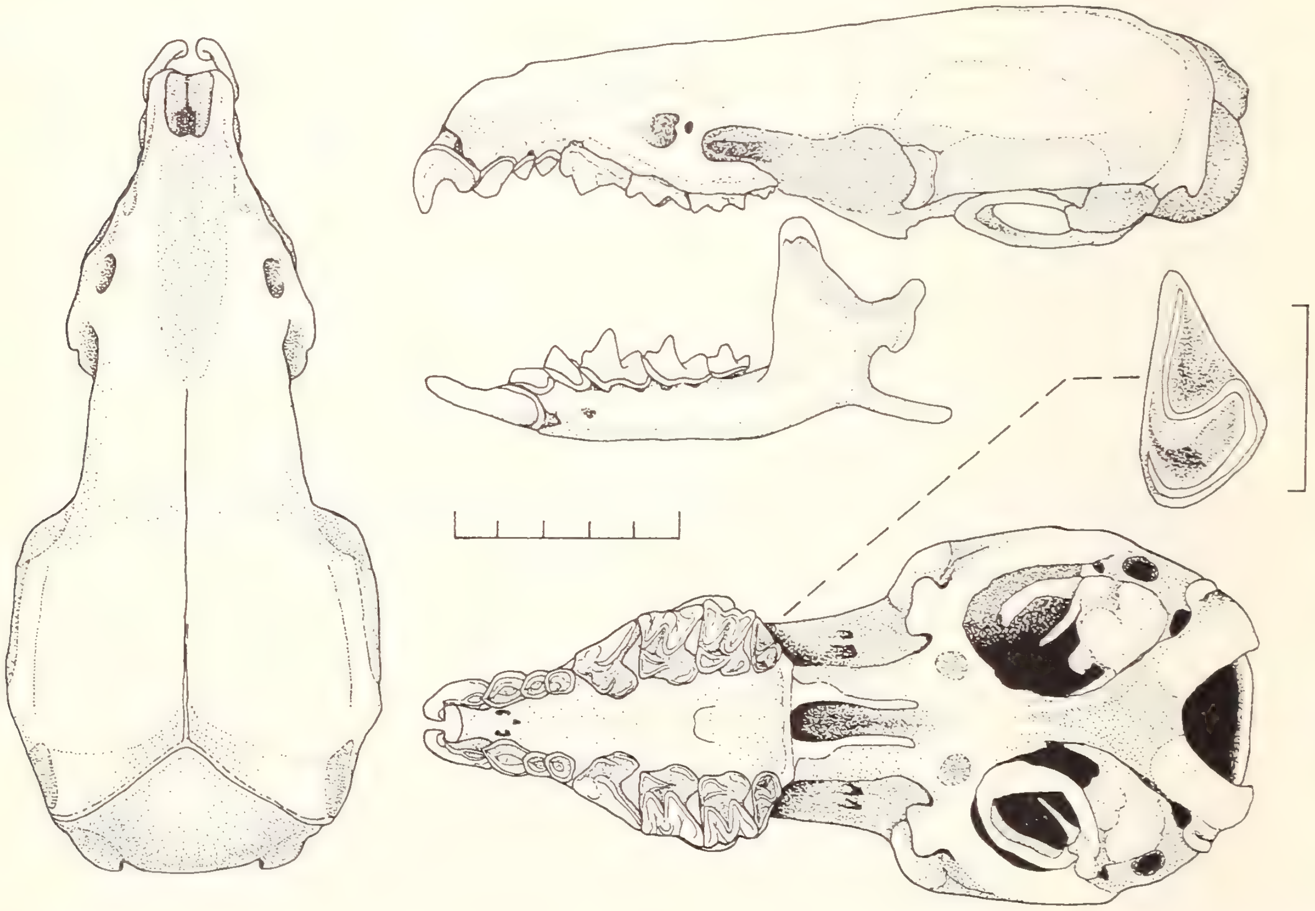


Fig. 2: Skull and mandible of *Crocidura suaveolens* from Bani Mashoor, Saudi Arabia (HZM 83.1104). Scale is 5 mm and 1 mm (enlarged M^3).

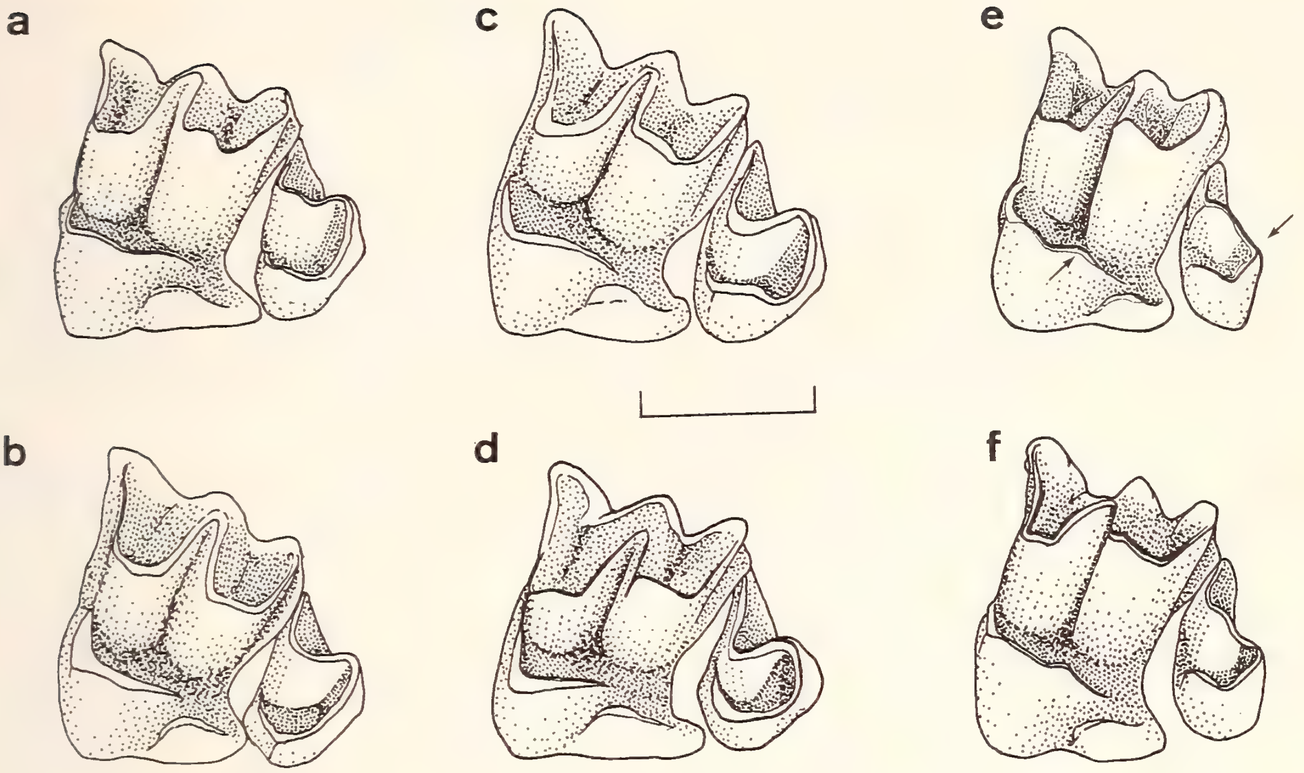


Fig. 3: Lingual view of M^{2-3} in specimens of *Crocidura suaveolens* (a—d) and *C. arabica* n. sp. (e—f). Note the reduction of the M^3 and the additional cusplet on M^2 in *C. arabica*. Specimens are from (a) Sewastopol, Crimea, S Russia, NMW 20214; (b) Lake Tashk, Fars, Iran, HZM 11. 6142; (c) Sereni, Israel, HZM 79.10085; (d) Bani Mashoor, Saudi Arabia, HZM 83.1104; (e) Khadrafi, Dhofar, Oman, HZM 27.9150, holotype; (f) Jabal Qara, Dhofar, Oman, HZM 16.8640, paratype. Scale is 1 mm.

Tashk, Fars Province, and ZFMK 85.155 from Maigoon, Elburz Mountains. The new record from Saudi Arabia extends the distribution of *C. suaveolens* considerably to the south. As already noted by Bates & Harrison (1984) the single specimen may represent an isolated population within Saudi Arabia. However, it may also be possible that further records will be found in higher altitudes north and even south of Bani Mashoor. There are mountains all the way down from Jordan to South Yemen which could support populations of shrews.

The skull of the Saudi Arabian shrew is shown in Fig. 2. The skull shows all typical features of European and Far Eastern *C. suaveolens*, namely the short and stout skull, broad interorbital region, large braincase, short upper and lower incisors, tips of unicuspids in one line with the paracone tip of the fourth upper premolar, the paracone closely attached to the upper premolar, and the third upper molar very large, particularly in its posterior part. We found the last character to be very typical for the species throughout its range (Fig. 3). It also appears to us now that the antorbital foramen of the cranium is very small in *C. suaveolens* in comparison with European *C. russula*.

As the type locality of *C. suaveolens* is Khersones in Crimea, S Russia, we checked the above mentioned characters also in a specimen from the type region. As an example, Fig. 3 shows second and third upper molars of specimens from S Russia, Iran, Palestine and Saudi Arabia. Despite the size differences (which obviously exist between different geographical populations) the dental characters are the same. The figure also shows that the specimens from Oman reported as *C. suaveolens* by Harrison (1980) and Bates & Harrison (1984) belong to a different taxon, which we describe below.

Crocidura arabica n. sp.

Material: Holotype: HZM 27.9150, skin and skull of a young adult shrew (unsexed), 30. IX. 1977, Khadrafi, 16° 42' N, 53° 09' E, Dhofar, Oman; coll. J. B. Sale. — Paratypes: HZM 16.8640, skull and body in spirit, Jabal Qara, c. 17° 00' N, 54° 30' E, Dhofar, coll. J. P. Mandaville 23. IX. 1976; HZM 17.8765—26.8774, partial crania and mandibles from ?owl pellets,

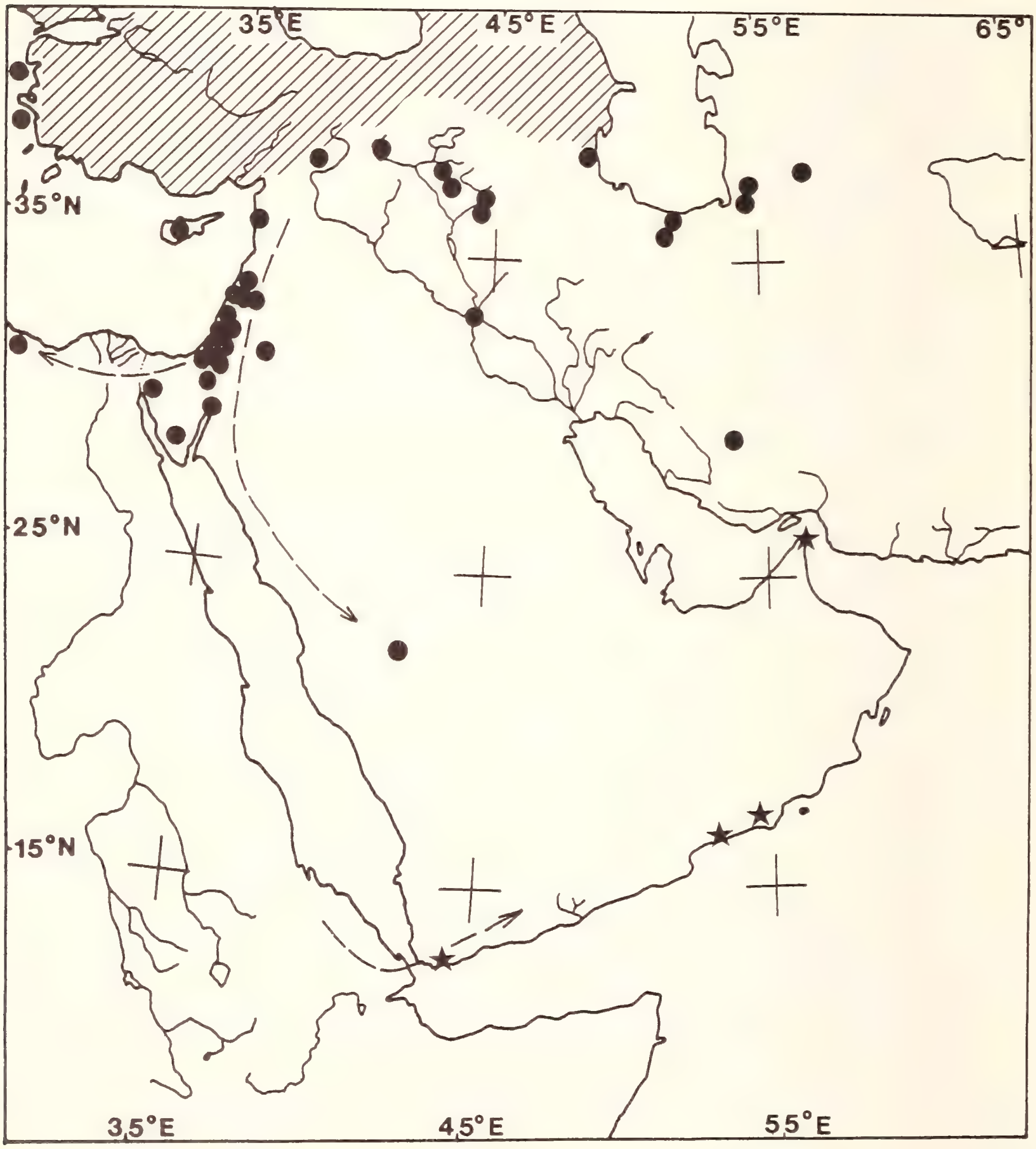


Fig. 4: Known distribution of *Crocidura suaveolens* (dots/single records and hatching/continuous distribution) and *C. arabica* n. sp. (stars). Dashed lines and arrows indicate the direction of hypothetical immigration routes.

from Tawi Atair, Jabal Samhan, 17° 05' N, 54° 34' E, Dhofar, coll. M. D. Gallagher 9. IV. 1977; HZM 32.13034, skull and body in spirit, Birkat Khaldiya, 26° 02' N, 56° 22' E, Sal al A'la, Wadi Khasab, Musandam Region, Oman, coll. P. R. Sichel 13. I. 1983. — Referred material: BM 85.5.4.1, skull and spirit specimen of a juvenile, Aden, 12° 50' N, 45° 03' E, South Yemen, coll. J. W. Yerbury 1895.

Diagnosis: Distinguished from all other Arabian shrews by small size, mouse grey colouration, and by a highly reduced third upper molar (Fig. 3).

Measurements: Table 2; see also Harrison (1980) and Bates & Harrison (1984).

Description: A small terrestrial *Crocidura* with short hindfoot (9.7—10.1). Tail 74 % of head and body length. Outer ears rather large (Fig. 5) and standing off the head as in some *Suncus* or in some African savanna *Crocidura*. General colour mouse grey, dorsally with a brownish tinge, ventrally light grey, with the line of demarcation on the flanks indistinct. Dorsal surfaces of hands and feet of the same colour as the body but slightly paler. Tail uniformly greyish-brown, covered by long bristle hairs over 75 % of its length. Pelage hairs short, measuring 3 mm at dorsum.

Skull (Fig. 6) slender, particularly the rostrum and the interorbital region; this part gradually broadening from snout towards braincase. Dentition: I^1 rather long and blade-like, with a well developed posterior cusp. U^1 twice as large as U^{2-3}, oval shaped in ventral view. U^{2-3} of equal size, their tips in one line with the paracone tip of P^4. M^{1-2} rather short; both teeth have an additional small cusplet between protocone and hypocone (Fig. 3, e—f), a rather uncommon feature among *Crocidura*1). M^3 is reduced to a slim pin (Fig. 6). The cutting surface of I_1 is slightly undulated, not smooth.

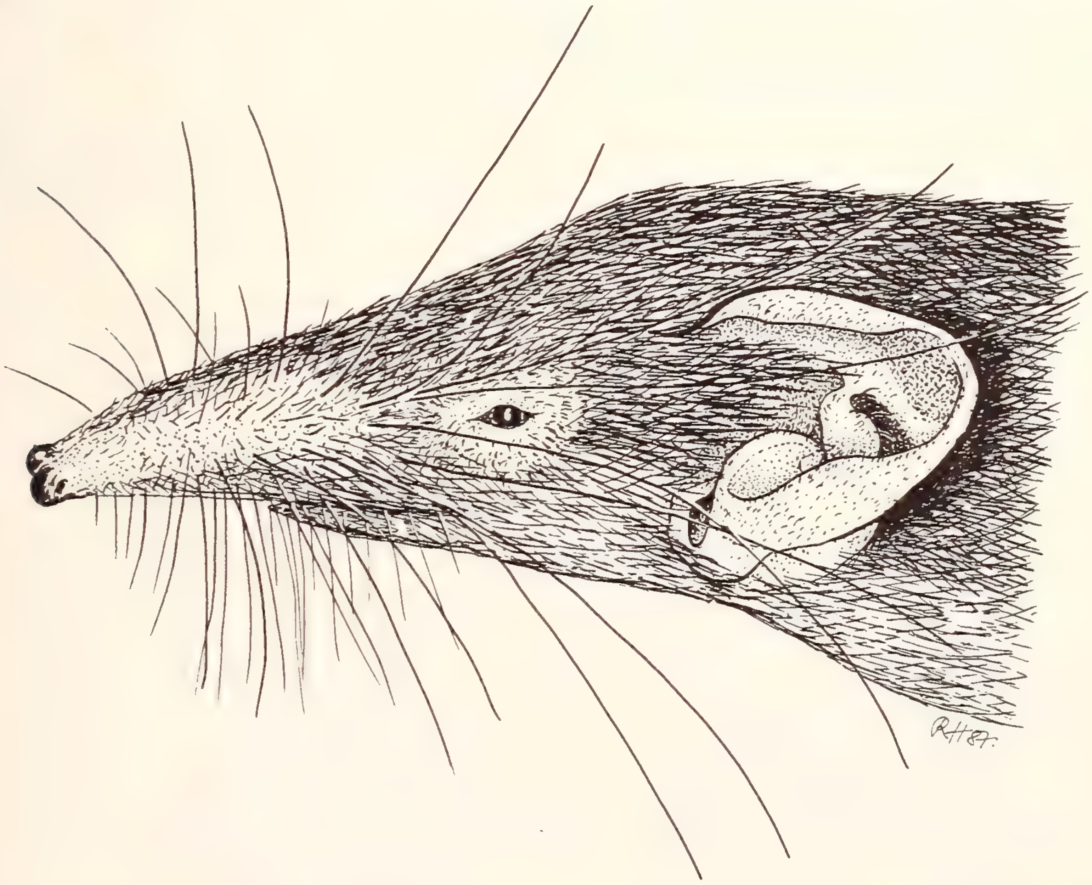


Fig. 5: Sketch of the head of *Crocidura arabica* n. sp. based on HZM 16.8640, paratype. Note the prominent ears.

---

1) *Crocidura susiana* Redding & Lay, 1978, of southern Iran is characterized by the presence of such additional cusplets on M^{1-2}.

Table 2: Measurements (in mm) of three species of *Crocidura* from Saudi Arabia and Oman.

Measurement		*C. suaveolens* HZM 83.11004 Saudi Arabia	HZM 27.9150	*C. arabica* n. sp. HZM 16.8640 Oman	HZM 32.13034	*C.s.dhofarensis* n.ssp. HZM 1.9149 Oman
Head and body length	HB	62	55	ca. 51	54	68
Tail length	T	43	41	36	41	47
Pilosity of tail (%)		81.4	73.2	77.8	—	74.5
Hindfoot length	HF	11.7	10.1	9.9	9.7	11.6
Ear length	E	6.0	7.8	7.6	7.3	9.3
Skull:						
Condylo-incisive length	CI	18.1	17.7	17.8	17.8	20.2
Basal length	BL	16.4	15.9	16.1	15.8	18.5
Palatal length	PL	7.3	7.3	7.4	7.2	8.5
Greatest width	GW	8.1	7.7	7.6	7.4	8.5
Bimaxillary width	BW	5.4	5.4	5.3	4.8	5.7
Least interorbital w.	LIW	4.2	3.6	3.8	3.8	3.8
Posterior median height	PMH	4.4	3.9	3.9	4.0	4.5
Upper toothrow length	UTRL	7.8	7.6	7.7	7.4	8.6
Lower toothrow length	LTRL	7.0	7.1	7.1	6.9	7.7
Coronoid process height	COR	4.4	4.2	4.2	4.2	5.0
Width of M^3	M^3—W	1.17	1.05	1.11	1.02	1.23
Length of M^3	M^3—L	0.60	0.42	0.48	0.48	0.51

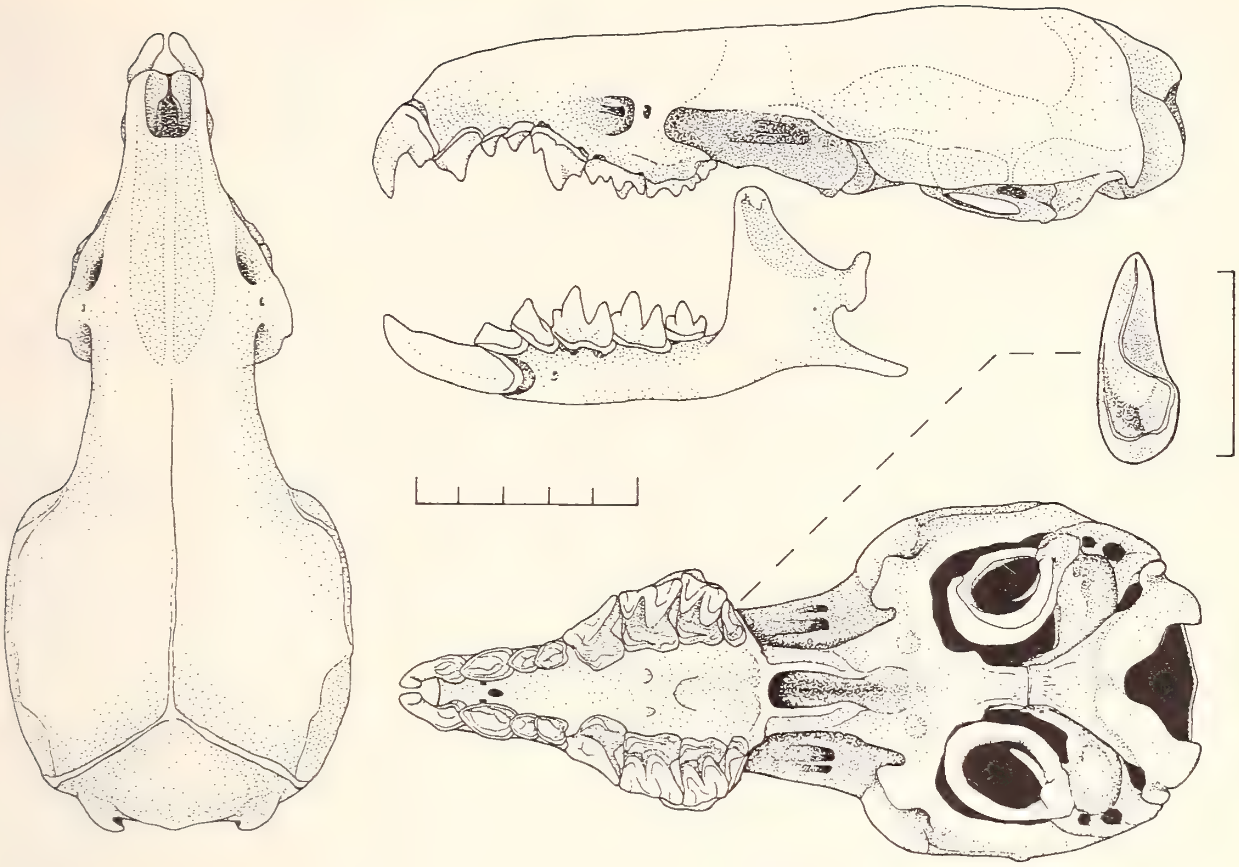


Fig. 6: Skull and mandible of *Crocidura arabica* n. sp. (HZM 27.9150, holotype). Scale is 5 mm and 1 mm (enlarged M^3).

Etymology: Named for Arabia, the geographic region to which the new species is apparently confined.

Distribution: Known so far from three localities in Oman and one in South Yemen (Fig. 4).

Habitat: The holotype was collected in a south-facing slope covered by trees and long grass. One paratype was collected in a coastal plain covered by dense grassland. These localities are known for their high quantity of endemic plants (Radcliffe-Smith 1980).

Remarks: The specimens were first mentioned by Harrison (1980) under the name *C. suaveolens*. A comparison of cranial and dental characters (Figs. 2, 3, 6) clearly shows that two different taxa are involved. Several characters of the new species point to an African origin. The most obvious character, the highly reduced M^3, is only matched by the species of the subgenus *Afrosorex* (Hutterer 1986), and to a lesser extent by some African savanna shrews. The long and diverging interorbital region is also found in several African but not in Eurasian *Crocidura*. The mouse grey pelage is shared by *C. floweri* Dollman, 1915 and *C. religiosa* (Geoffroy, 1827) of Egypt. *Crocidura floweri* may be the nearest relative of *C. arabica* n. sp.; colouration, body size and cranial dimensions agree quite well. However, *C. floweri* has a well developed third upper molar. The species is now endemic to northern Egypt (Osborn & Helmy 1980). *C. floweri* is probably related to *C. crossei* Thomas, 1895, a common species in forest and savanna of West Africa (Hutterer & Happold 1983). Skull and dentition of *C. crossei* show more derived characters than *C. floweri*. We suggest that a species close to *C. floweri* gave rise to *C. crossei* and possibly also to *C. arabica* n. sp. A landbridge across the Red Sea was present until the Pliocene (Girdler & Styles 1974). *C. arabica* n. sp. and a further form described below are probably relics of that period.

Crocidura somalica dhofarensis n. subsp.

Material: Holotype: HZM 1.9149, skin and skull of an adult male, Khadrafi, 16 ° 42' N, 53 ° 09' E, 620 m, Dhofar, Oman, coll. J. B. Sale X. 1977.

Diagnosis: Similar to *C. somalica* Thomas, 1895, in external and cranial measurements but differing in: colour of ventral pelage dark brown (instead of clearly grey), dorsal surface of hands and feet brownish (instead of white), tail unicoloured (not bicoloured); skull very slender, rostrum long and narrow, palate, bimaxillary, interorbital, and interpterygoid space distinctly narrower than in African *C. somalica* (Fig. 7).

Measurements: Table 2.

Description: The general colour of the holotype skin is deep olive-brown, with a slightly more greyish tone along the ventral side. A small portion of hair below the chin is whitish. A 3.5 mm wide area of lighter coloured hairs at the right flank indicates the presence of a side gland. The length of the hair at dorsum is 3.5 mm. Ears, hands and feet are dark coloured. The tail, also brown, is covered by long bristle hairs over c. 75 % of its length. The skull (Fig. 7; dorsal and lateral views also figured by Harrison 1980: 389) is extremely slender. For example, the interpterygoid space is 0.69 mm wide in the holotype of *dhofarensis* but 0.88 (0.84—0.90; n = 5) in Ethiopian *somalica*; the bimaxillary width is 5.7 in *dhofarensis* and 6.2 (5.9—6.6; n = 5) in *somalica* (material from Awash N. P., Ethiopia, in ZFMK). The third upper molar is rather slender and shows an advanced configuration. The posterior surface of the condylar process of the mandible is stronger angled than in *somalica* (Fig. 7).

Distribution, Etymology: Only known from Khadrafi, Dhofar; the name for the new taxon is derived from that region.

Habitat: The holotype specimen was trapped by Dr J. B. Sale in long grass at an altitude of 620 m. The camp site of the 1977 Oman Flora and Fauna Survey expedition has been figured by Radcliffe-Smith (1980: 70, pl. 9) and Gallagher & Rogers (1980: 356, pl. 2). The expedition camped at the base of a steep south-facing slope of the Jabal Qamr which was covered by forest with some open grassland in between.

Remarks: The unique specimen was tentatively assigned to *C. somalica* by Harrison (1980) and Hutterer & Jenkins (1983). However, a more detailed comparison of the Oman shrew with abundant material of African *C. somalica* has revealed a set of characters (see Diagnosis) not covered by the variation of *C. somalica* proper. Particularly the long and narrow rostrum and the extremely narrow interpterygoid space are so unique that we now think that the Oman shrew represents a different taxon. Because of general similarity with *C. somalica* we describe it here as a subspecies of the latter but we do not exclude the possibility that the taxon may deserve even species status, but this decision must await further material from Arabia. What seems sure to us are the African affinities of this Oman shrew. In addition to *C. somalica*, similarities in skull shape and dentition exist between *C. s.*

dhofarensis and *C. roosevelti* (Heller, 1910), *C. greenwoodi* Heim de Balsac, 1966, and *C. fulvastra* (Sundevall, 1843), all of them inhabitants of moist or dry savanna. The very special habitat (relic forest slope) of *C. s. dhofarensis* may indicate that the species is at present a relic of an ancient immigration from tropical Africa.

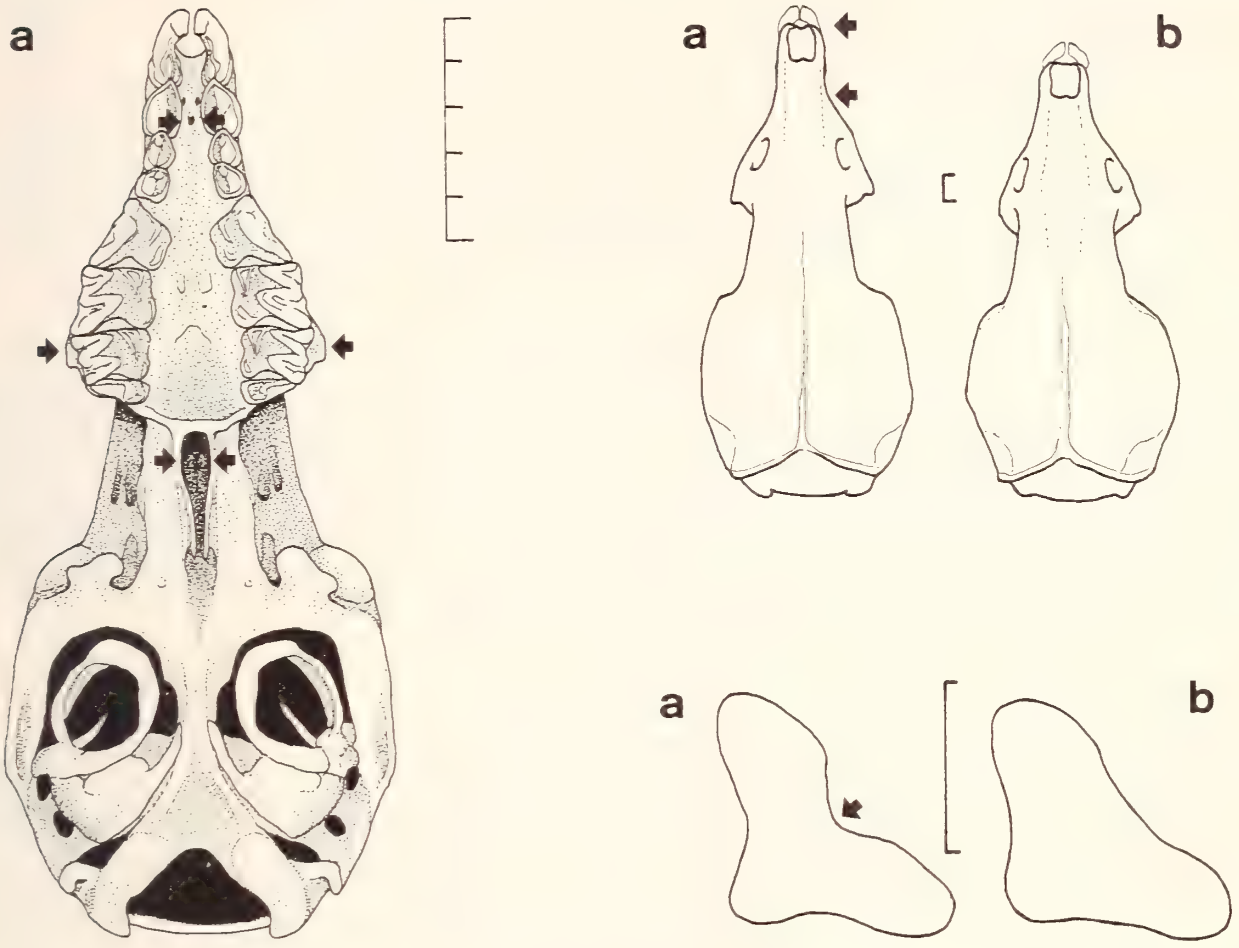


Fig. 7: Ventral and dorsal view of the skull and of the posterior surface of the condylar process of the mandible of *Crocidura somalica dhofarensis* n. subsp. (HZM 1.9149, a); for comparison the holotype of *C. somalica somalica* (BM 93.6.30.7) is shown (b). Scales are 5 mm (left side) and 1 mm (right side).

Conclusions

Of the seven species of shrews which occur in the Arabian peninsula including Iraq, Syria, Lebanon, Jordan and Palestine, two (*C. leucodon*, *C. lasia*) are known only from Lebanon. These evidently are species of temperate Eurasia which do not occur further south. *Crocidura suaveolens* and *Suncus etruscus* are also centred in Eurasia in their distribution, but these shrews are better adapted to arid conditions. Both have entered Arabia, and small parts of Africa as well. *Suncus murinus* is an Asian element whose actual distribution has been greatly influenced by human activity. However, our observations show that the Arabian populations exhibit a rather complex picture of morphological variation, suggesting at least two different immigration routes.

Finally, the newly described *Crocidura arabica* belongs in the group of Arabian endemic mammals, although its phylogenetic relations clearly are in Africa. The same applies to *C. somalica dhofarensis*, which may turn out to be another Arabian endemic with African roots. The last two shrews may be added to the list of southern Arabian mammals whose counterparts occur in tropical Africa. These include *Praomys fumatus*, *Arvicanthis niloticus*, *Papio hamadryas*, *Ichneumia albicauda*, *Genetta felina*, and *Tragelaphus imberbis* (Harrison 1964—1972; Büttiker 1982; Gasperetti et al. 1985). The small insectivore faunula therefore nicely reflects the long history of the Arabian peninsula.

Acknowledgements

We express our sincere thanks to the curators and staff members of the museums where we studied material, particularly to Miss Paula Jenkins and to Mrs Friederike Spitzenberger. We also like to thank Peter Vogel for his critical remarks on this text.

Zusammenfassung

Zwei Arten der Gattung *Suncus* und fünf Arten der Gattung *Crocidura* kommen in Arabien vor. *Suncus etruscus* wird für die Insel Sokotra, *Crocidura suaveolens* für Saudi Arabien erstmals nachgewiesen. Zwei neue Taxa werden aus Oman und Süd-Jemen beschrieben. Die gegenwärtige Spitzmaus-Fauna der Arabischen Halbinsel wird als Resultat verschiedener Einwanderungswellen aus Eurasien, Afrika und dem tropischen Asien erklärt. Zwei Reliktarten der südarabischen Küstenländer Oman und Süd-Jemen stammen wahrscheinlich von Formen ab, die im Pliozän aus Ostafrika über das Rote Meer einwanderten.

References

Anděra, M. (1972): Notes on white-toothed shrews from Iraq (Mammalia: Insectivora, Soricidae). — Věst. Čs. spol. zool. 36: 81—88.

Atallah, S. I. (1977): Mammals of the Eastern Mediterranean region: their ecology, systematics and zoogeographical relationships. — Säugetierkdl. Mitt. 25: 241—320.

Bates, P. & D. L. Harrison (1984): Significant new records of shrews (Soricidae) from the southern Arabian peninsula, with remarks on the species occurring in the region. — Mammalia 48: 144—147.

Büttiker, W. (1982): Mammals of Saudi Arabia. The Lesser Kudu (*Tragelaphus imberbis*) (Blyth 1869). — Fauna of Saudi Arabia 4: 483—487.

Catzeflis, F., T. Maddalena, S. Hellwing & P. Vogel (1985): Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). — Z. Säugetierkunde 50: 185—201.

Cheesman, R. E. (1920): Report on the mammals of Mesopotamia, collected by members of the Mesopotamian Expedition Force 1915—1919. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 27: 323—346.

Corbet, G. B. & D. W. Yalden (1972): Recent records of mammals (other than bats) from Ethiopia. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 22: 213—252.

Gallagher, M. & D. L. Harrison (1974): The terrestrial mammals of Bahrain. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 72: 407—421.

— & T. D. Rogers (1980): On some birds of Dhofar and other parts of Oman. — J. Oman Stud. Spec. Rep. No 2: 347—385.

Gasperetti, J., D. L. Harrison & W. Büttiker (1985): The Carnivora of Arabia. — Fauna of Saudi Arabia 7: 397—461.

Girdler, R. W. & P. Styles (1974): Two stage Red Sea floor spreading. — Nature 247 (5435): 7—11.

Harrison, D. L. (1964): The mammals of Arabia. 1. Insectivora, Chiroptera, Primates. — Benn, London, pp. 192.

— (1972): Appendix IV in: The mammals of Arabia. 3. Lagomorpha, Rodentia. — Benn, London, pp. 626—629.

— (1980): The mammals obtained in Dhofar by the 1977 Oman flora and fauna survey. — J. Oman Stud. Spec. Rep. No 2: 387—397.

Hellwing, S. (1973): Husbandry and breeding of white-toothed shrews (Crocidurinae) in the Research Zoo of the Tel-Aviv University. — Int. Zoo Yearb. 13: 127—134.

Hutterer, R. (1986): African shrews allied to *Crocidura fischeri*: taxonomy, distribution and relationships. — Cimbebasia (A) 8: 23—35.

— & D. C. D. Happold (1983): The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Monogr. 18: 1—79.

— & P. D. Jenkins (1983): Species-limits of *Crocidura somalica* Thomas, 1895 and *Crocidura yankariensis* Hutterer and Jenkins, 1980 (Insectivora: Soricidae). — Z. Säugetierkunde 48: 193—201.

Kock, D. & I. A. Nader (1983): Pygmy shrew and rodents from the Near East (Mammalia: Soricidae, Rodentia). — Senckenbergiana biol. 64: 13—23.

Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran. — Fieldiana: Zoology 54: 1—282.

Nader, I. A. (1969): Records of the shrew, *Crocidura russula*, from Iraq. — J. Mammalogy 50: 614—615.

Osborn, D. J. & I. Helmy(1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). — Fieldiana: Zoology, N. S. 5: 1—579.

Radcliffe-Smith, A. (1980): The vegetation of Dhofar. — J. Oman Stud. Spec. Rep. No 2: 59—86.

Redding, R. W. & D. M. Lay (1978): Description of a new species of shrew of the genus *Crocidura* (Mammalia: Insectivora: Soricidae) from southwestern Iran. — Z. Säugetierkunde 43: 306—310.

Setzer, H. W. (1960): Two new mammals from Egypt. — J. Egypt. Publ. Health Assn. 35: 1—5.

Simsek, N. (1980): Turklye *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) ve *Crocidura russula* (Hermann, 1780) 'larinin (Mammalia: Insectivora) diskriminant analiz yöntemi ile ayiretedilmesi. Tubitak VII. Bilim Kongressi 6—10 Ekim 1980 Kusadasi-Aydin: 417—432.

Spitzenberger, F. (1970): Zur Verbreitung und Systematik türkischer Crocidurinae (Insectivora, Mammalia). — Ann. naturhistor. Mus. Wien 74: 233—252.

Vereshchagin, N. K. (1967): The mammals of the Caucasus. — Israel Program for Scientific Transl., Jerusalem, pp. 816.

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, D-5300 Bonn 1, F. R. Germany.

Dr. David L. Harrison, Harrison Zoological Museum, St. Botolph's Road, Sevenoaks, Kent TN13 3AQ, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 73—76	Bonn, März 1988

Buchbesprechungen

Boch, J. & H. Schneidawind (1988): *Krankheiten des jagdbaren Wildes.* — 398 S., 250 Abb. Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Das Buch beinhaltet die Krankheiten folgender Wildarten: Rotwild, Damwild, Sikawild, Rehwild, Gamswild, Steinwild, Muffelwild, Schwarzwild, Hase, Wildkaninchen, Alpenmurmeltier, Fuchs, Marder zusammen mit Iltis, Wiesel und Dachs, Waschbär, Fasan und Rebhuhn, Auer-, Birk- und Haselwild, Wildgänse, Wildenten, Waldschnepfe, Bläßhuhn, Wildtauben, Greifvögel und Falken. Zu jeder der genannten Wildarten und -gattungen werden die Parasitosen, Virus-Infektionen, bakterielle Erkrankungen und Mykosen abgehandelt sowie weitere Erkrankungen, wie Geschwülste, Mißbildungen, Regelwidrigkeiten und Rückstände. Es folgen vier kurze Kapitel über Vergiftungen, Hygiene der Wildbretgewinnung, die Fleischuntersuchung des Haarwildes und über Einsendungen von Wild und Untersuchungsmaterial sowie ein Sachverzeichnis. An den Schluß eines jeden Kapitels sind die Literaturzitate gestellt.

Der übersichtliche Aufbau und die konsequente Gliederung des Buches ermöglichen ein erfreulich gezieltes und rasches Nachlesen. Die Beschränkung auf das aufgezählte Wild, der eine oder andere mag dies als nachteilig empfinden, gewährleistet einen festen Rahmen. Hervorzuheben sind die mit reichem Bildmaterial versehenen Abhandlungen über die Parasiten, die zu den häufigsten Krankheitserregern bei Wild zählen. Hinweise zur Bekämpfung einer Krankheit, zur Verwertung des Wildbrets, zur Meldepflicht und Gefahren für den Menschen werden dort, wo dies möglich oder notwendig ist, gegeben. Die durchweg gute Bebilderung und die anschaulichen modernen Darstellungen der Entwicklungskreisläufe der Parasiten sind wertvolle Ergänzungen zum Text. Inhalt und Literaturzitate stellen unter Beweis, daß auch jüngste Erkenntnisse eingeflossen sind, beispielsweise die Belastung des Wildes mit Schwermetallen und Radionukliden.

Das Buch ist sowohl Lehrbuch als auch Nachschlagewerk und steht mit seinen zugleich an der Praxis orientierten Aussagen ganz in der Tradition von Olt/Ströse (Wildkrankheiten) und Wetzel/Rieck (Krankheiten des Wildes) und wird sich ohne Zweifel wie die genannten Vorgänger bewähren und für einen interessierten Kreis unverzichtbar werden, füllt es doch eine seit längerem bestehende Lücke auf gelungene Weise.

Walburga Lutz

Romer, A. S. & T. S. Parsons (1983): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* — 624 S., 1310 Einzeldarstellungen, davon 123 farbig, in 435 Abb. Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Die hier vorliegende fünfte erweiterte und neubearbeitete Auflage des bereits klassischen Werkes (in der deutschen Fassung wiederum von H. Frick bearbeitet) zeigt, wie ungebrochen die Bedeutung der klassischen Disziplin der vergleichenden Anatomie noch immer (oder bereits wieder?) in der Biologie ist. Die Änderungen gegenüber der vorherigen Auflage betreffen vor allem das Kapitel „Wer ist wer" unter den Vertebraten, wo neuere paläontologische Befunde zu einigen Gruppen Eingang fanden. Umgekehrt wurde im Kapitel „Zellen und Gewebe" der Bereich der chemischen Zellbausteine gekürzt, da andere Werke und Lehrbücher sich zunehmend dieses Bereiches angenommen haben. Die Abbildungen wurden teils verbessert, außerdem vermehrt, und schließlich wurden verstärkt auch deutschsprachige Zitate in das Literaturverzeichnis eingearbeitet.

Der vornehmlich an Biologie- und Medizinstudenten gerichtete „Romer/Parsons" wird auch von etablierten Forschern genauso intensiv benutzt werden wie bisher, so daß man diesem klassischen Buch noch eine Reihe weiterer Auflagen prophezeien kann.

W. Böhme

Nitsche, G. & H. Plachter (1987): *Atlas der Brutvögel Bayerns 1979*—1983. — 269 S., 3 Abb., 11 Tab., 14 Karten im allgemeinen Teil, 200 Verbreitungskarten der einzelnen Brutvogelarten. Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, Rosenkavalierplatz 3, D-8000 München 81.

Obwohl über die bayerische Vogelfauna aus einigen Gebieten (Ismaning!) umfangreiche Untersuchungen vorliegen, fehlte bisher eine systematische Kartierung aller Arten über die gesamte Landesfläche. 1979 startete die Ornithologische Gesellschaft in Bayern ein solches Kartierungsprogramm, das 5 Jahre dauerte. Etwa 400 Feldornithologen trugen Daten aus ganz Bayern zusammen, ferner verschiedene Behörden, Institute und regionale Arbeitsgemeinschaften.

Auf Angaben zur Biologie konnte man verzichten, da man sich darüber in der Avifauna Bavariae von Wüst (1981, 1986) informieren kann. Im Hinblick auf die Größe Bayerns wurde ein relativ grobes Rastergitter von 10×10 km gewählt (UTM-Gitter). Es ergaben sich insgesamt 822 Rasterfelder. Über Methode und Verlauf der Kartierung wird ausführlich berichtet. Es folgen Ausführungen über den Brutstatus. 180 Arten sind regelmäßige Brutvögel. Brutgäste (im Kartierungszeitraum) waren 11 Arten, unregelmäßige Brutvögel 9 Arten. Auch die ehemaligen Brutvögel und Brutgäste werden aufgelistet. Alle 200 nachgewiesenen Arten finden sich in einer Liste auf S. 19, in der auch ihre Stellung in den Roten Listen Bayerns und der B.R. Deutschland verzeichnet ist. In Tabelle 8 (S. 21) sind alle Arten absteigend nach der Rasterfrequenz verzeichnet. Demnach sind Buchfink, Amsel, Kohlmeise, Heckenbraunelle und Rotkehlchen am weitesten verbreitet. Steinhuhn, Mariskensänger, Schwarzer Schwan, Brandgans, Kormoran und Zwergsumpfhuhn wurden jeweils nur in einem Rasterfeld nachgewiesen.

Bestandsschätzungen aufgrund des vorliegenden Datenmaterials sind nur bei wenigen Arten (z. B. Haubentaucher, Großer Brachvogel) möglich und bestätigen bereits publizierte Werte. In einigen Fällen sind Aussagen zu Arealveränderungen und Bestandsentwicklungen möglich (Brandgans, Schwarzkopfmöwe, Karmingimpel, Felsenschwalbe).

Es ließen sich Zusammenhänge zwischen Artenzahl und Landschaftsgliederung nachweisen — besonders wichtig für Landesplanung und Naturschutz! Besonders artenreich sind die Talräume der großen Flüsse und die Teichgebiete, aber auch Truppenübungsplätze.

Im allgemeinen Kartenteil finden sich neben einer physikalischen Karte eine Karte der naturräumlichen Gliederung (mit Naturschutzgebieten), eine Karte der Artendichte, Karten über die Arten der Roten Listen (Bayern, Bundesgebiet) sowie — jeweils gegenübergestellt — Karten der biozönotischen Gruppen der Vogelarten und ihrer Biotope (Hecken; Auwald und Altwässer; Teiche und kleinere Stillgewässer). Bei den Verbreitungskarten der einzelnen Arten findet sich ein kurzer Text mit Informationen über Status, Verbreitung/Lebensraum, Bestandsentwicklung, Gefährdung.

Die Übersichtlichkeit und Fülle der Daten macht den Brutvogelatlas für Ornithologen und Naturschützer in Bayern unentbehrlich. Aber auch die Nachbarn werden sich dafür interessieren, zumal der Preis erschwinglich ist. Der „Ornithotourist" kann sich jetzt — beinahe — interessante Urlaubsgebiete in Bayern auswählen. „Vor Ort" sollte er jedoch die einheimischen Experten konsultieren (Verzeichnis der Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter auf S. 6 u. 7). Deren genauere Adresse findet man gewiß im Mitgliederverzeichnis der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern, die diesen brauchbaren Atlas vorlegt.

H. Kramer

Cabela, A. & F. Tiedemann (1985): *Atlas der Amphibien und Reptilien Österreichs.* — Neue Denkschr. Naturhistor. Mus. Wien, 4: 1—80, 2 Tab., 3 Abb., 30 Verbreitungskarten. Ferd. Berger & Söhne, Wien-Horn.

Das großformatige Buch ist die erste kartographische Darstellung der Herpetofauna ganz Österreichs. Ergebnis eines dreijährigen Forschungsprojektes, findet sich für jede der bis dahin aus Österreich bekannten Lurch- und Kriechtierart eine Plotterkarte, in die Flüsse und die Grenzen der Bundesländer farbig eingedruckt sind. Die Verbreitungssymbole selbst sind in Schraffuren (Nachweise vor 1970), Punkte (Nachweise 1970—1984), Dreiecke (vermutliche Aussetzung) und Kreise (vermutlich falsche oder aber unpräzise Angaben) differenziert. Zu jeder Art werden stichworthafte Angaben zu Nachweisen in den einzelnen Bundesländern, zur Höhenverbreitung, Aktivitätsperiode und Populationsgröße gemacht. Abschnitte über Projektziele, Kartierung als Schutzbeitrag und über die Mitarbeiter sowie ein Literaturverzeichnis komplettieren das Werk, das dank seines Formats, des Leineneinbandes mit Goldschnitt, des mehrfarbigen Kartendruckes und der außerordentlich platzgreifenden Artentextanordnung nicht gerade preiswert geraten ist.

Leider werden die Arten nicht auch subspezifisch benannt, obwohl in einigen Fällen sehr distinkte Unterartenpaare in Österreich vorkommen, deren chorologische Differenzierung man sich gewünscht hätte. Dies betrifft z. B. *Triturus c. cristatus* versus *T. c. dobrogicus* (letzterer von einigen Autoren neuerdings sogar als Art aufgefaßt!), *Rana a. arvalis* vs. *R. a. wolterstorffi* oder *Lacerta v. vivipara* vs. *L. v. pannonica*. Letzteres pontische Faunenelement ist offenbar in einem marginalen Aussterbensprozeß begriffen, den sein ökologisch-zoogeographisches Pendant *Vipera ursinii rakosiensis* in Österreich offenbar schon (fast?) hinter sich hat. Doch auch wenn die Wiesenotter schon aus der Artenliste des Landes zu streichen wäre, bliebe die Gesamtartenzahl von 31 dennoch konstant, da mit *Lacerta horvathi* nach Erscheinen des Atlas eine neue Reptilienart für die österreichische Fauna nachgewiesen werden konnte (Kärnten).

So nützlich dieses stichworthaft getextete Buch für die Herpetofaunistik Europas auch ist, der Name der neuen Serie, in der es erschien, erscheint bei wörtlicher Interpretation für solch eine gedanklich eher dürre Arbeit weniger passend.

W. Böhme

Haubold, H. (1984): *Saurierfährten.* — 231 S., 135 Abb., 19 Tab., Die Neue Brehm-Bücherei 489. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.

Rechtzeitig zum 150. Jahrestag der Entdeckung der ersten fossilen Saurierfährte, 1835 von Kaup *Chirotherium barthii* benannt, wurde eine 2., stark erweiterte Auflage des Brehm-Büchleins über dieses Spezialfeld der Paläonthologie fertig, geschrieben von Hartmut Haubold, dem Leiter des Geiseltal-Museums in Halle/Saale. Der Jubiläums-Erscheinungstermin kommt in einer gekonnt humorvollen Zeichnung auf dem Rückumschlag des Bändchens zum Ausdruck.

Haubold gibt in 6 Kapiteln eine Übersicht über die Entstehung und das Vorkommen von Saurierfährten, die Entdeckungsgeschichte, die Systematisierung, die Fährtenfaunen der Erdgeschichte, die Laufleistung und Geschwindigkeit fossiler Reptilien und die Saurierfährten als Leitfossilien. Zahlreiche Photos und Graphiken machen den Text anschaulicher. Das umfangreiche Literaturverzeichnis ist in vier Abschnitte untergliedert, von dem nur der erste (Standardwerke) sich den Luxus einer jeweils neuen Zeile für das jeweils nächste Zitat erlaubt. Die drei anderen Sektionen sind pro Anfangsbuchstaben fortlaufend gesetzt und daher von der klassischen, bei vielen Brehm-Bändchen tradierten Unübersichtlichkeit. Doch zeigt die Fülle der Titel, welch ungeheure Literaturarbeit für die so erschöpfende Darstellung des Themas vom Verfasser zu leisten war. Seine eigenen Arbeiten nehmen hierbei auch einen wichtigen Platz ein, allen voran der von ihm stammende ichnologische Band des Handbuches der Paläoherpetologie. Ein Namensregister der ichnologischen „parataxonomischen" Namen, denen ja in den wenigsten Fällen osteologische Taxa zugeordnet werden können, beschließt die außerordentlich reichhaltige Darstellung dieses alten, aber immer noch sehr lebendigen Wissensgebietes.

W. Böhme

Nagel, P. (1987): *Arealsystemanalyse afrikanischer Fühlerkäfer (Coleoptera, Carabidae, Paussinae) — Ein Beitrag zur Rekonstruktion der Landschaftsgenese.* — 233 S., 71 Karten und 28 Abb., Erdwissenschaftliche Forschung, Bd. 21. Franz Steiner Verlag Wiesbaden GmbH, Stuttgart.

Ein Arealsystem stellt ein auf einen bestimmten Organismus bezogenes räumlich und zeitlich umgrenztes Teilsystem der Biosphäre dar. Die hier vorgestellte Methode der Arealsystemanalyse liefert am Beispiel der savannenbewohnenden afrikanischen Fühlerkäfer (Carabidae, Paussinae) einen Beitrag zur Rekonstruktion der Landschaftsgenese Afrikas. Sie umfaßt eine phylogenetisch-systematische und chorologische Bearbeitung dieser Laufkäfergruppe, wobei deren Einbindung in die Ökosysteme, die Ermittlung der Verbreitungszentren und die Überprüfung als Ausbreitungszentren sowie der zeitliche Ablauf der daraus zu folgernden Biomfluktuationen besondere Berücksichtigung finden.

Die Rekonstruktion der Phylogenie führt zum Nachweis der Monophilie der Paussinae und ergibt ein begründetes Synapomorphieschema für die einzelnen Tribus und Genera. Für diese Analyse werden die afrikanischen Artengruppen *Paussus armatus*, *P. inermis*, *P. laevifrons* herangezogen. Eine Untersuchung der taxonomischen Einheiten Superspecies/Semispecies und Species/Subspecies unter dem Aspekt der phylogenetischen Systematik macht deutlich, daß bei den Semispecies *cilipes/hirsutus* und *sphaerocerus/dissimulator* ein Isolationszeitraum von etwa 6000 Jahren für eine genetische Abtrennung ausreichte.

Die Fühlerkäfer sind fast ausschließlich myrmekophil; Thermitophilie stellt eine Ausnahme dar. Wirtsspezifität konnte nicht nachgewiesen werden. Daraus wird der Schluß gezogen, daß die Areale der Paussiden nicht primär durch die Verbreitung einer speziellen Wirtsameise bedingt sind. Dagegen lassen sich deutliche Korrelationen mit der Verbreitung einzelner Vegetationsformen nachweisen. Aufgrund der Ausbreitungszentrenanalyse weist der Verf. nach, daß für die genannten Paussinae Afrikas Refugialräume während regressiver Phasen vorhanden waren und daß die rezenten Semispecies ihre Entstehung weitgehend den holozänen Vegetationsfluktuationen und nur in Ausnahmefällen spätpleistozänen Biomverlagerungen verdanken. Die Studien an Fühlerkäfern bestätigen ferner holozäne Regenwaldexpansionen bis in den Süd-Sudan. Dagegen finden sich keine Belege für eine Zersplitterung der Trocken- und Dornsavannenzone West- und Zentralafrikas nördlich des Äquators. Der trockene Sahel verlagerte sich während des gesamten Holozäns mehrmals in Nord-Süd-Richtung, jedoch ergab sich keine Disjunktion. Die vorliegenden Untersuchungen erlauben hingegen keine Aussagen hinsichtlich des Pleistozäns, für das andere Klimazeugen eine starke Expansion des Wüstenbioms nach Süden belegen. — Für den südafrikanischen Raum reichen die gegenwärtig vorliegenden Paussidendaten nicht aus, um ähnlich abgesicherte Angaben machen zu können.

H. Roer

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

— (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 39, Heft 1, 1988

INHALT

Food spectrum of the feral cat (*Felis catus*) in the juniper woodland on El Hierro (Canary Islands)
M. Nogales, A. Martín, G. Delgado & K. Emmerson 1

Zur Taxonomie, Brutbiologie und Mauser der Schmuckmeise *Parus venustulus* Swinhoe, verglichen mit *Sylviparus modestus* und *Parus ater*
H. Löhrl 7

Zur Kenntnis von *Cheilosia vulpina* (Meigen, 1822) und *Cheilosia nebulosa* Verral, 1871 (Diptera, Syrphidae)
C. Claußen & M. C. D. Speight 19

Die akustische Kummunikation von *Platystolus martinezi* (Bolívar) — ein schnelles Antwort-Rückantwort-System (Orthoptera, Tettigoniidae, Ephippigerinae)
H. K. Pfau & B. Schroeter 29

Zur Bedeutung von Wespen (Vespidae) als Nahrung des Dachses (*Meles meles* L.)
P. Schmid & P. Lüps 43

Durchflußzytophotometrische DNA-Bestimmung bei ausgewählten Amphibien- und Reptilien-Arten
W. Ulrich, B. Fritz & J. P. Fritz 49

A new look at the shrews (Soricidae) of Arabia
R. Hutterer & D. L. Harrison 59

Buchbesprechungen 73

B72Z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 39, Heft 2—3, 1988 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 77—102	Bonn, August 1988

Etudes sur les *Colpocephalum* (Mallophaga, Menoponidae) parasites des Falconiformes I. Groupe *zerafae* Price & Beer

João Tendeiro

Abstract. Based on two new collections of *Colpocephalum* chewing lice from various Falconiformes, the *Colpocephalum zerafae* group of Price & Beer (1963) has been restudied. It is shown that *C. zerafae* in the sense of Price & Beer is composed of three parasite species: *C. zerafae* (hosts: *Falco jugger*, *F. biarmicus abyssinicus*, *Butastur teesa*), *C. subzerafae* n. sp. (all other hosts listed by Price & Beer), and *C. berigorae* n. sp. (host: *Ieracidea berigora*). In addition two new subspecies, *C. zerafae biarmicus* and *C. subzerafae exiguum*, are described.

Key words. Mallophaga, Menoponidae, *Colpocephalum* spp., parasites of Falconiformes, taxonomy, host-parasite distribution.

Introduction

Cet article représente la première contribution à l'étude d'une importante collection de mallophages du genre *Colpocephalum* Nitzsch, 1818 du British Museum (Natural History). Au matériel cité s'ajoutent de nombreux spécimens de la collection Klockenhoff, du Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, dont l'étude a apporté une importante contribution à notre connaissance du genre *Colpocephalum*, notamment du groupe *zerafae*. Cet article, de même que les autres travaux scientifiques et autres activités de notre institution, serviront à cette étude qui se dèroulera de façon intermittente.

Pour Price & Beer (1963), les *Colpocephalum* parasites des Falconiformes du genre *Falco* Linné appartiennent à une seule espèce, *C. zerafae* Ansari, ?1955, s. l., constituant le groupe *zerafae* («*zerafae*-group») défini par les caractères morphologiques suivants: 1 — soies demi-dorsales de la tête minuscules; 2 — soies occipitales allongées; 3 — prothorax avec 5 soies marginales longues et 3 courtes de chaque côté; 4 — tergites de la femelle non divisés, tous à peu près de la même longueur; 5 — anus de la femelle légèrement dentelé sur la face dorsale, normalement avec des soies internes dorsales et ventrales; 6 — vulve avec une frange latérale de soies courbées; 7 — appareil copulateur du mâle sans projections postéro-latérales au sclérite génital, et pénis rétréci en arrière et dépourvu de barbes postérieures.

D'après les auteurs, la désignation d'une seule espèce comme groupe était fondée «on grounds of consistency and by the thought that, as more material is found, there may be other species to include with them». L'examen de nombreux spécimens de diverses origines, surtout de ceux provenant de l'hôte typique de *Colpocephalum zerafae*, *Falco jugger* G. E. Gray, nous a permis d'établir la diversité taxonomique du groupe en question.

Nous passons maintenant à indiquer les hôtes connus de *Colpocephalum* du groupe *zerafae*. La distribution théorique de ces derniers, de même que l'origine géographique des parasites, sont représentées sur les cartes de distribution I—VI.

Tableau 1: Hôtes (Falconiformes) connus d'être parasités par *Colpocephalum* du groupe *C. zerafae* et leurs parasites; dans les cas où on a «matériel non vu», Price et Beer (1963) ont identifié les *Colpocephalum* comme *C. zerafae* Ansari. Espèces-hôtes regroupées d'après Snow (1978).

	Espèce hôte	Espèce de *Colpocephalum*
1)	*Accipiter badius* (Gmelin)	matériel non vue
2)	*Butastur teesa* (Franklin)	*C. zerafae zerafae* Ansari
3)	*Lophaetus occipitalis* (Daudin)	matériel non vu
4)	*Falco mexicanus* Schlegel	matériel non vu
5)	*F. biarmicus abyssinicus* Neumann	*C. subzerafae exiguum* n. subsp.
6)	*F. biarmicus biarmicus* Temminck	*C. zerafae biarmicus* n. subsp.
7)	*F. jugger* J. E. Gray	*C. zerafae zerafae* Ansari
8)	*F. peregrinus* subsp.? (populations du Chili et de la Sardaigne)	matériel non vu
9)	*F. p. peregrinus* Tunstall (populations des Iles Britanniques et de la Sardaigne)	*C. subzerafae* n. sp.
10)	*F. peregrinus* subsp.? (matériel de l'Europe, Zoo de Londres)	*C. subzerafae* n. sp.
11)	*F. subbuteo* Linné	matériel non vu
12)	*F. concolor* Temminck	*C. subzerafae* n. sp.
13)	*F. columbarius columbarius* Linné	matériel non vu
14)	*F. vespertinus* Linné	*C. subzerafae* n. sp.
15)	*F. amurensis* Radde	*C. subzerafae* n. sp.
16)	*F. naumanni naumanni* Fleischer	*C. subzerafae* n. sp.
17)	*F. rupicoloides* H. Smith	*C. subzerafae* n. sp.
18)	*F. sparverius sparverius* Linné	*C. subzerafae* n. sp.
19)	*F. sparverius brevipennis* Berlepsch	*C. subzerafae* n. sp.
20)	*F. tinnunculus tinnunculus* Linné	*C. subzerafae* n. sp.
21)	*F. tinnunculus cenchroides* Vigors & Horsfield	*C. subzerafae* n. sp.
22)	*Ieracidea berigora tasmanica* Mathews	*C. berigorae* n. sp.
23)	*Ieracidae berigora melvillensis* Mathews	*C. berigorae* n. sp.
24)	*Gampsonyx swainsoni swainsoni* Vigors	matériel non vu

Résultats taxonomiques

Colpocephalum zerafae Ansari

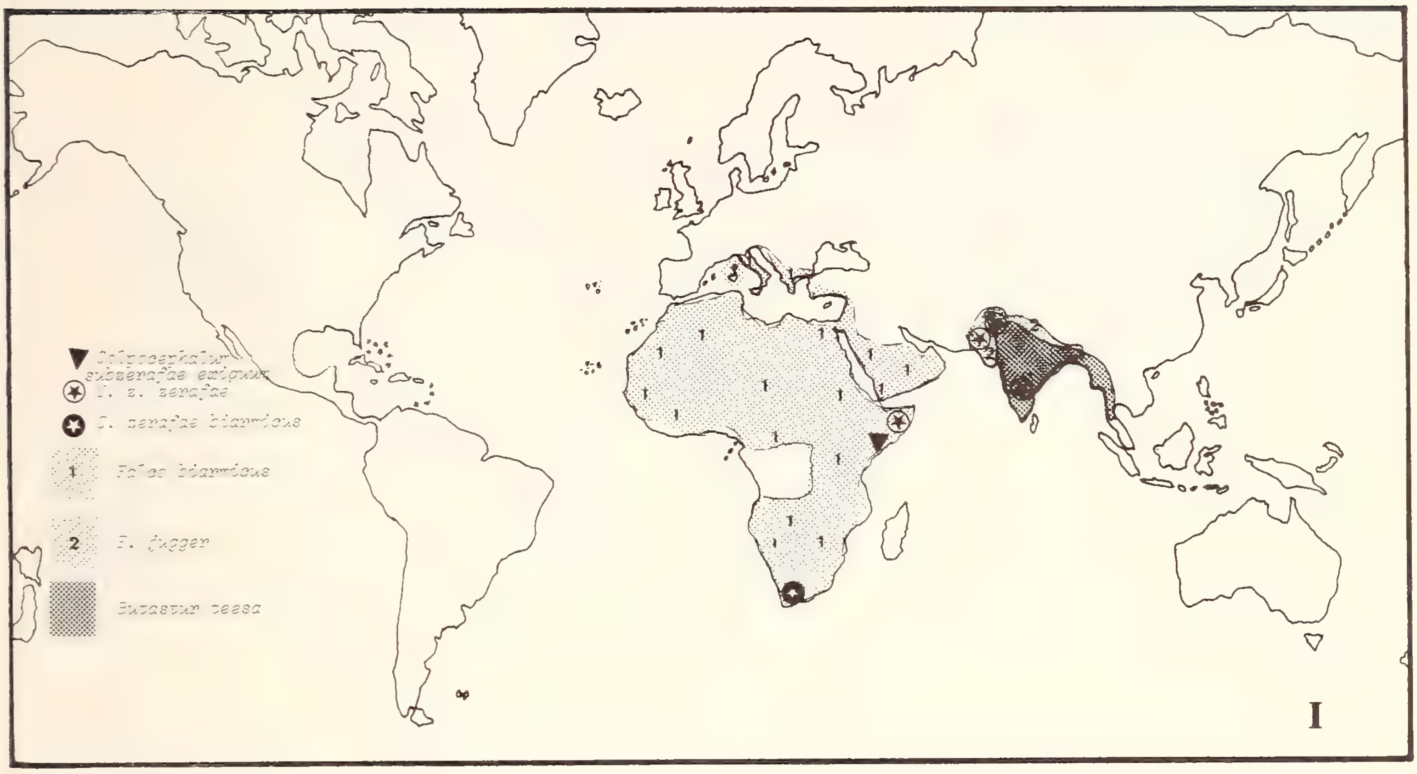
(fig. 1, 2, 3, 7, 12, 13, 21—24, 25, 27, carte I)

Colpocephalum zerafae Ansari 1955, Proc. 7th Pak. Sci. Conf., Lahore (Sect. Agric.): 52; hôte: *Falco jugger*. — Ansari 1956, Ind. J. Ent. 17: 399 (comme nouvelle espèce); hôte: *Falco jugger*. — Ansari 1957, Ind. J. Ent. 18: 428; hôte: *Falco jugger*.

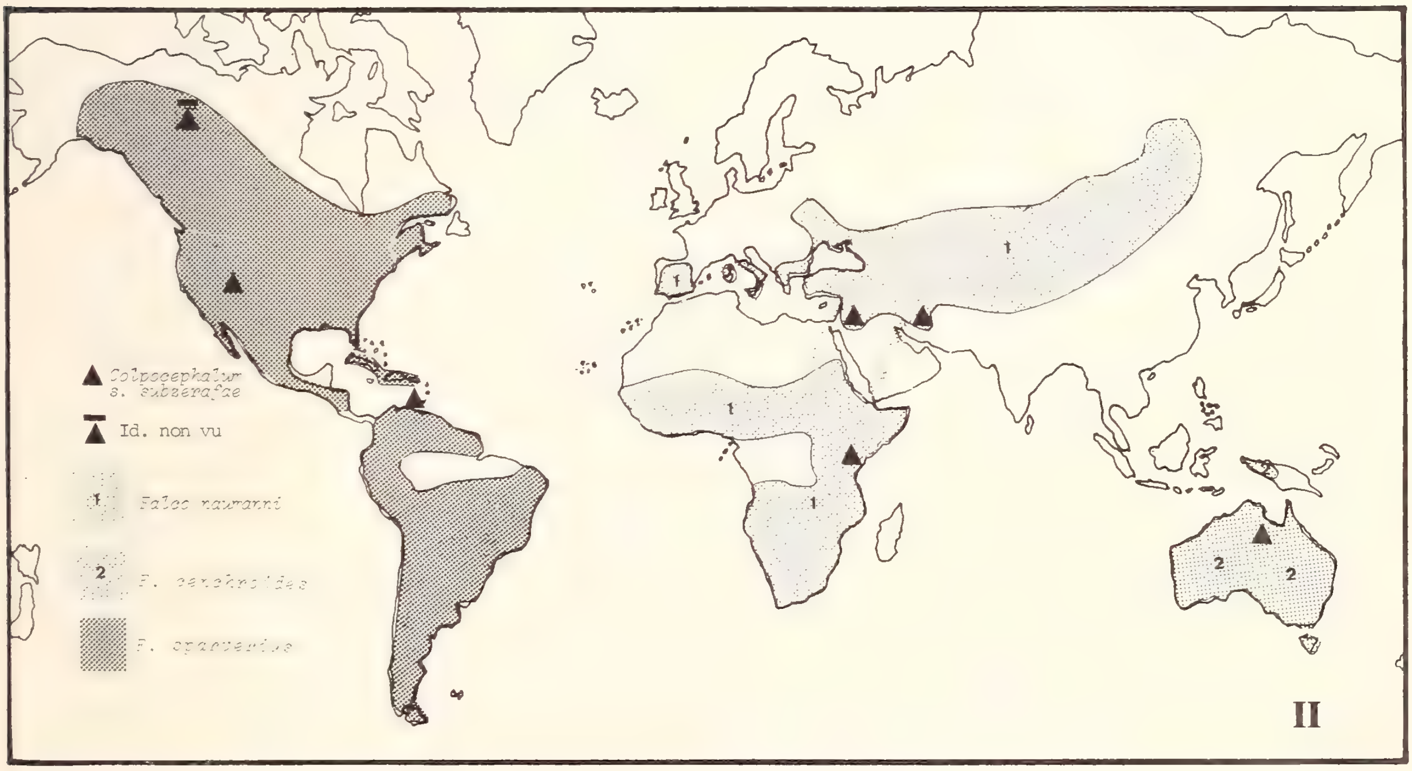
Colpocephalum zerafae, sen. lat. Price & Beer 1963, Canad. Ent. 95: 758, pro parte; hôtes: *F. jugger* (spécimens non vus) et *F. biarmicus abyssinicus*. — Emerson 1964, Checklist, p. 42; hôte: *F. jugger*. — Keirans 1967, Agr. Exper. Bull. 492: 33; hôte: *F. jugger*.

Matériel. British Museum (Natural History): 3 ♀ sur l'hôte typique, *Falco jugger* (coll. Meinertzhagen, no. 15722, Baroda, Inde); 6 ♂ et 11 ♀ de «*Colpocephalum zerafae* Ansari det RD Price 1962» sur *Falco biarmicus abyssinicus* (coll. Meinertzhagen, no. 18561, Somaliland, février 1949), avec, sur la même lame, 1 ♂ de *Colpocephalum subzerafae exiguum* n. subsp. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (Bonn): 2 ♂ et 3 ♀ de *Colpocephalum* sur *Falco jugger* (coll. Klockenhoff, b. Mukur, Afghanistan, ZFMK 1979/2179—2182); 9 ♂ et 7 ♀ de *Colpocephalum* sur *Butastur teesa* (coll. Klockenhoff, Dasht-e-Gamberi, Jalalabd, Afghanistan, 18 août 1963, ZFMK 1979/1983—1989, 1991—1993).

Description. Espèce petite, longeur, chez les mâles étudiés (n = 2) de *Falco jugger*, 1,74—1,76 mm, largeur 0,53 mm, et, chez 4 femelles, 1,86—2,12 mm sur 0,59—0,70 mm (2 femelles de l'Inde mesuraient 2,05—2,12 mm de long sur 0,66—0,70 de large;


▼ Colpocephalum subzerafae exiguum
C. z. zerafae
C. zerafae biarmicus
1 Falco biarmicus
2 F. jugger
Butastur teesa
1
2

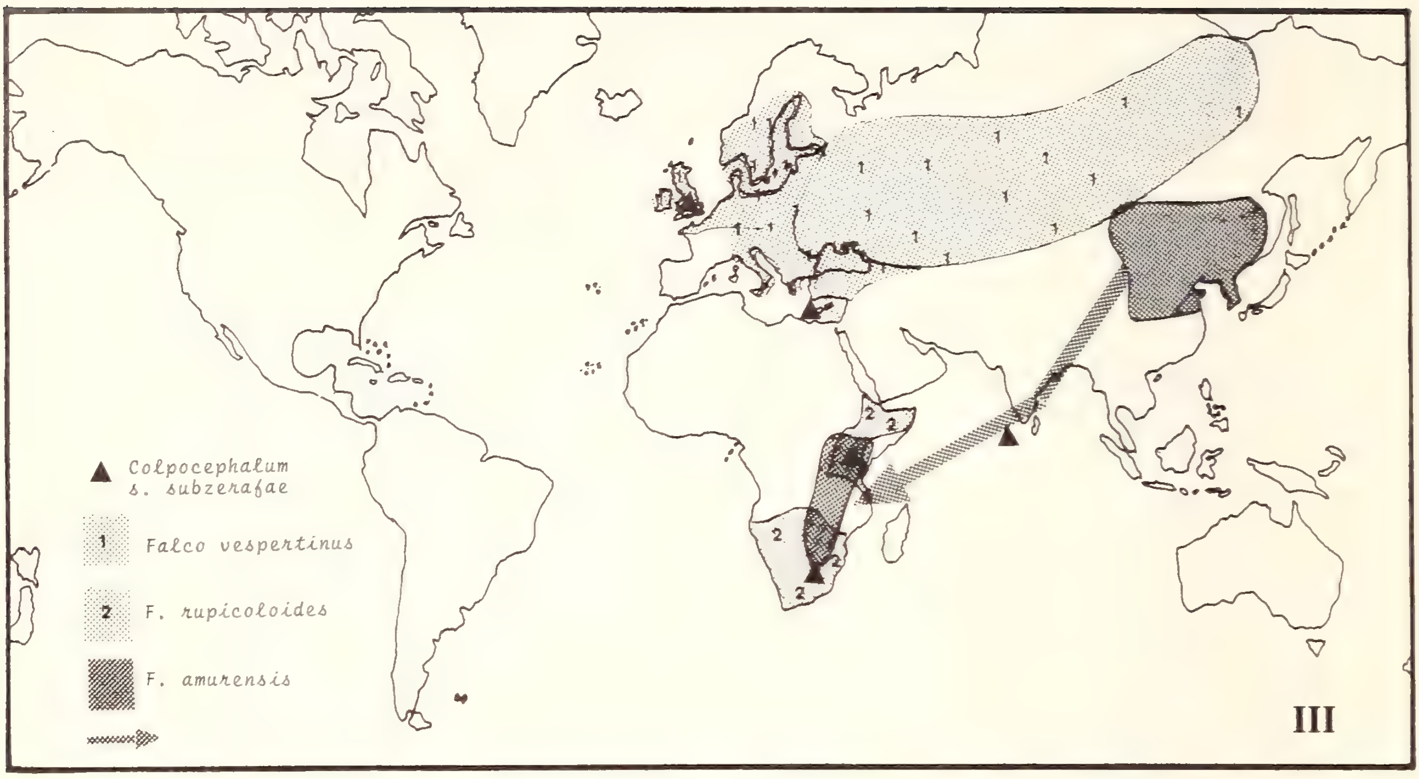
I


▲ Colpocephalum s. subzerafae
Id. non vu
1 Falco naumanni
2 F. cenchroides
F. sparverius
1
2

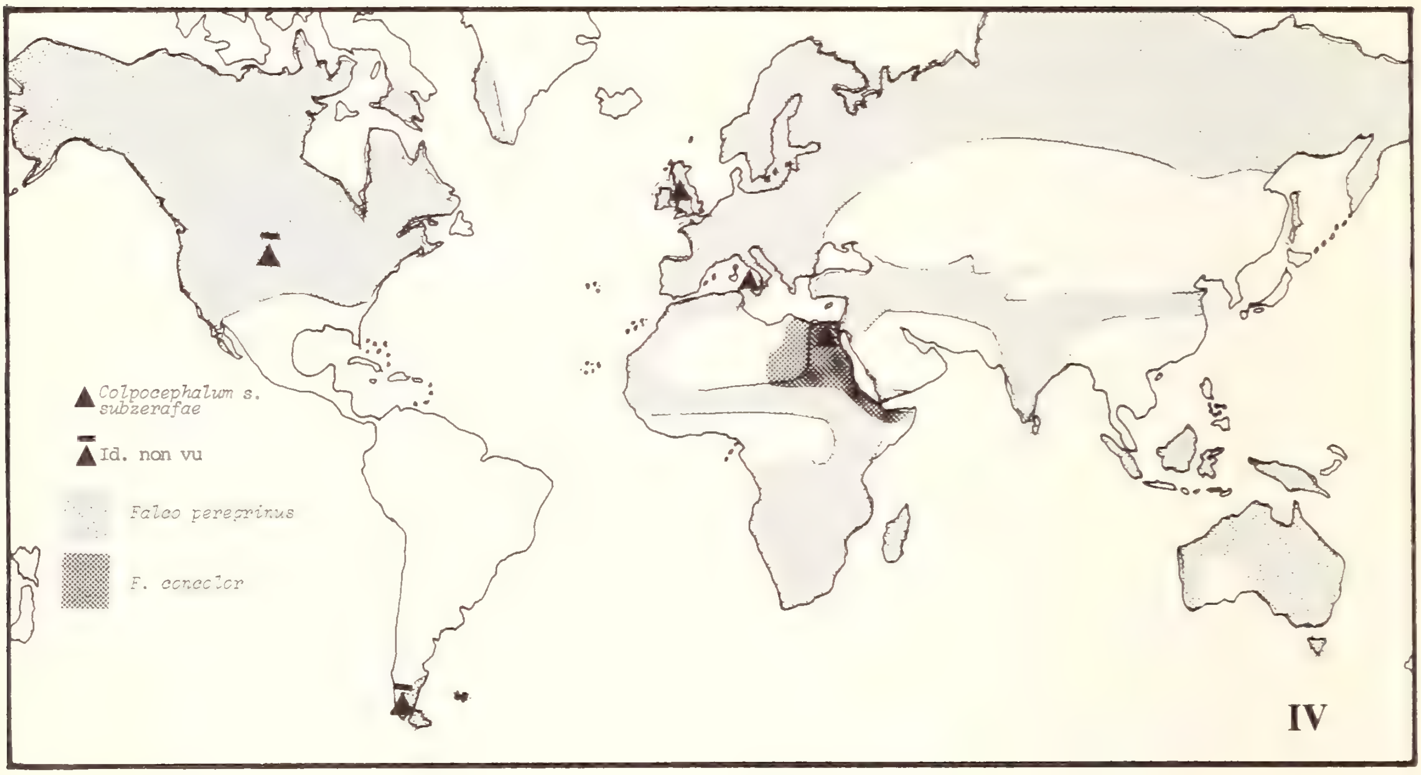
II

2 de l'Afghanistan, avec 1,86—1,90 mm sur 0,59—0,60 mm, étaient plus petites et plus uniformes). Les spécimens de *F. biarmicus abyssinicus* avaient les dimensions suivantes chez 6 mâles: 1,70—1,87 mm de long sur 0,49—0,53 mm de large, et, chez 8 femelles: 2,01—2,08 mm sur 0,63—0,67 mm. La taille des formes étudiées sur *Butastur teesa* s'approchait aussi de celles des deux hôtes cités ci-dessus, ayant, chez 6 mâles, 1,63—1,79 mm de long sur 0,52—0,57 mm de large; et, chez 4 femelles, 1,93—2,07 mm sur 0,64—0,66 mm.

Mâle: Tête moins d'une fois et demie élargie aux tempes, ayant, chez 2 spécimens de *Falco jugger*, 0,33 mm de long sur 0,45—0,48 mm de large, indice céphalique,

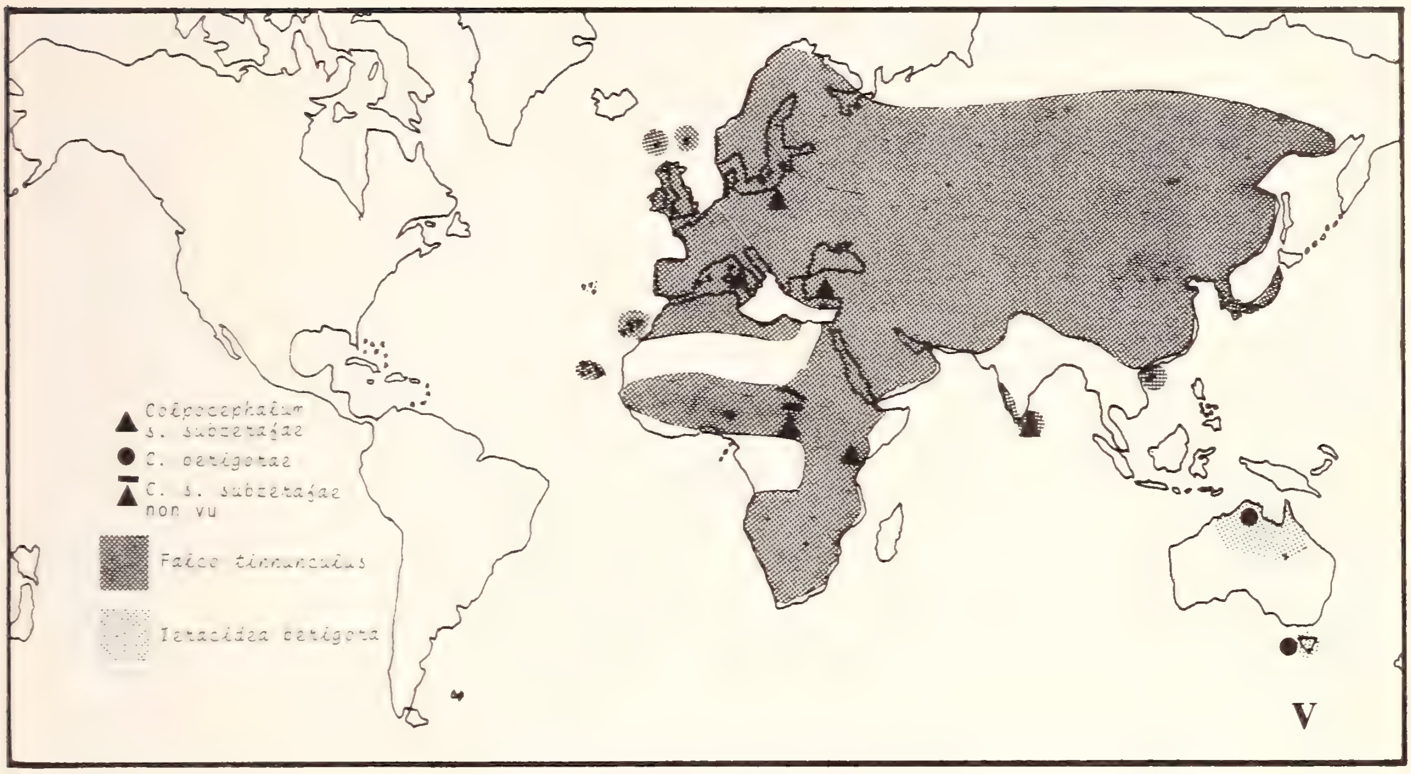

Colpocephalum s. subzerafae
1 Falco vespertinus
2 F. rupicoloides
F. amurensis
1
2

III

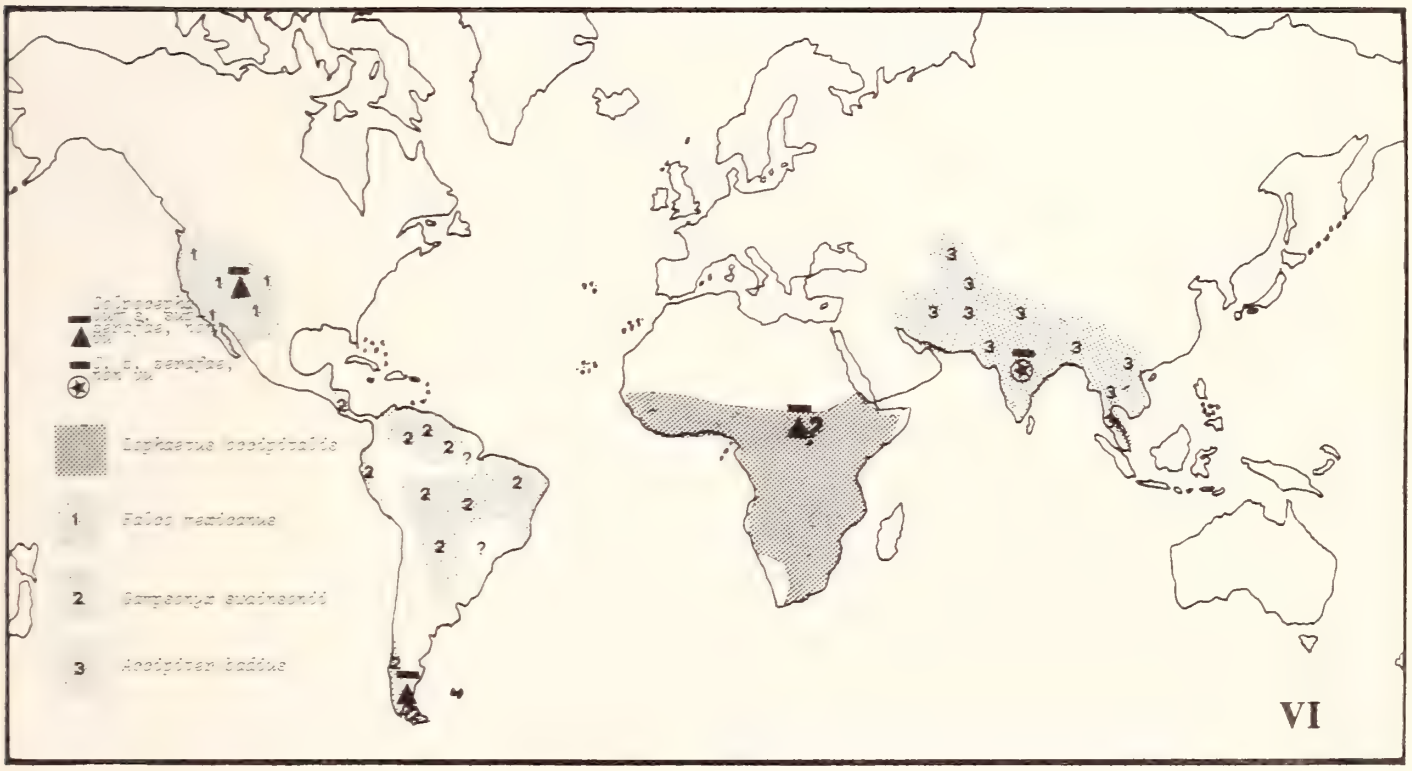

Colpocephalum s. subzerafae
Id. non vu
Falco peregrinus
F. concolor

IV

1,36—1,45; chez 6 de *F. biarmicus abyssinicus*, 0,32—0,33 mm de long sur 0,46—0,48 mm de large, indice céphalique, 1,39—1,45; et, chez 6 de *Butastur teesa*, 0,30—0,33 mm sur 0,46—0,49 mm, indice céphalique, 1,45—1,60. Le rapport long. totale/long. tête est 5,33—6,52 (n = 2; hôte: *F. jugger*); 5,31—5,67 (n = 6; hôte: *F. b. abyssinicus*); et 4,94—5,87 (n = 6; hôte: *B. teesa*). Région antérieure relativement allongée. Bord clypéal en arc surbaissée. Sinus orbital ouvert, triangulaire. Fente oculaire absente. Deux soies pré-oculaires courtes (8 et 10), une de longueur moyenne (9) et une allongée (11). Antennes relativement peu allongées; 2e article asymétrique, à bord postéro-externe bossu, plus saillant, avec 2 soies spiniformes et 3 spinules, et angle postéro-


▲ Colpocephalum s. subzerafae
● C. berigorae
▲ C. s. subzerafae non vu
Falco tinnunculus
Ieracidea berigora

V


1
2
3
?
Lophaetus occipitalis
1 Falco mexicanus
2 Gampsonyx swainsonii
3 Accipiter badius

VI

interne arrondi, avec 2 spinules; 3e article (3e + 4e?) en forme d'entonnoir; dernier article gros, ovoïde. Yeux allongés, peu saillants sur le contour de la tête, à doubles ommatidies, avec une soie spiniforme courte (20) et une soie courte (19) post-oculaire. Soies demi-dorsales (17 et 18) minuscules, l'externe (18) nettement en avant de l'interne. Tempes épaisses, arrondies, peu déjetées en arrière, avec 2 soies très longues (27 et 29), une soie allongée (31), 2 soies de longueur moyenne (26, juxtaposée à 27, et 30, en dedans de 29) et 4 soies spiniformes (24, 25, 28 et entre 29 et 31). Bord occipital sub-convexe. Nodules antérieurs foncés, irréguliers. Nodules pré-oculaires grands, très foncés. Bandes temporales obsolètes. Bande occipitale nette, étroite, avec des nodules externes foncés. Soies occipitales (21 et 22) et soies pariétales (23) allongées.

Thorax plus court et plus étroit que la tête. Prothorax normal, élargi latéralement, ayant 0,29—0,36 mm de large chez 2 spécimens de *Falco jugger*, 0,29—0,38 mm chez 6 de *F. b. abyssinicus*, et 0,30—0,33 mm chez 6 de *Butastur teesa*, et avec 5 soies marginales longues et 3 courtes de chaque côté, la 2e paire interne («x») étant souvent courte ou très courte, en des combinaisons symétriques ou asymétriques. Chez un des mâles étudiés de *Falco jugger*, les 2 soies étaient normales, et, chez l'autre, 1 soie était normale et l'autre était très courte. Chez ceux de *Falco biarmicus abyssinicus*, on a observé un spécimen ayant les 2 soies normales, 3 spécimens ayant 1 soie normale et 1 soie très courte, et 2 spécimens ayant 1 soie courte et 1 soie très courte. Tous les spécimens de *Butastur teesa* avaient des soies normales symétriques. Bande pronotale transverse fine; soie pronotale 1 courte, spiniforme, et soie pronotale 2 sous forme d'une spinule minuscule. Métathorax subtrapézoïde, à bords latéraux subrectilignes, ayant respectivement 0,42—0,43 mm (n = 2; hôte: *F. jugger*), 0,38—0,42 mm (n = 2; hôte: *F. b. abyssinicus*) et 0,32—0,37 mm (n = 6; hôte: *Butastur teesa*), et avec 8—11 soies latérales, 4—6 soies métanotales relativement robustes, 1 soie +1 soie longue ou 2 soies longues à l'angle et 5 soies longues et robustes postérieures de chaque côté, interrompues sur la ligne médiane.

Abdomen allongé, elliptique, scalariforme, avec les trois segments antérieurs un peu plus longs que les suivants, longueur 1,02—1,04 mm (n = 2; hôte: *F. jugger*); 0,96—1,18 mm (n = 6; hôte: *F. b. abyssinicus*); et 1,00—1,12 mm (n = 6; hôte: *B. teesa*). Plaques tergales avec une rangée antérieure de soies subégales, relativement courtes, atteignant ou non la base des soies tergo-centrales. Chez les spécimens de *F. jugger*, les soies tergales antérieures sont au nombre de 6—7 au segment I; 10—11 aux segments II et IV; 11—12 au segment III; 9—10 au segment V; 10 au segment VI; 7—9 au segment VII; 6 au segment VIII; et 0 au segment terminal. Chez les spécimens de *F. biarmicus abyssinicus*, les soies tergales antérieures sont au nombre de 7—10 au segment I; 10 au segment II; 12—17 aux segments III—IV; 11—18 au segment V; 12—18 au segment VI; 9—16 au segment VII; 5—11 au segment VIII; et 0 au segment terminal. Le long du bord postérieur de chaque tergite il y a une rangée de soies tergo-centrales longues surpassant la base de celles du segment suivant, alternant avec ou substituées par de petites microchètes («microsetae»), occasionnellement par des soies courtes, à partir du segment III ou IV. Chez *F. jugger* on compte respectivement 6 soies longues au segment I; 8 au segment II; 8—10 au segment III; 6 soies longues +0—2 microchètes au segment IV; 4 soies longues +3—4 microchètes au segment V; 3—4 soies longues +5—6 microchètes au segment VI; 1 soie longue +6 microchètes ou 1 soie longue +1 soie courte +6 microchètes au segment VII; 1 soie longue +5 microchètes ou 1 soie longue +1 soie courte +6 microchètes au segment VIII; et 0—1 microchète au segment terminal. Quant aux spécimens de *F. biarmicus abyssinicus*, on compte 6 soies tergo-centrales au segment I; 8—11 soies au segment II; 7—11 soies +0—1 microchète au segment III (10—1, 7—1, 10—0, 11—0, 10—0 et 8—10); 6—8 soies +0—2 microchètes au segment IV (7—2, 7—1, 7—0, 8—0, 8—1 et 6—2); 2—6 soies +2—5 microchètes au segment V (6—2, 2—5, 6—3, 3—4, 5—3 et 0—8); 0—5 soies +3—8 microchètes au segment VI (2—6, 1—5, 0—8, 5—3 et 0—8); 0—2 soies +6—8 microchètes au segment VII (0—8, 0—8, 2—6, 1—7, 1—7 et 0—7); et 0—1 soie +6—8 microchètes au segment VIII (1—7, 0—8, 0—7, 0—8, 0—6 et 0—7). On note une disposition semblable chez les mâles parasites de *Butastur teesa.* Soies poststigmatiques très longues dans tous les segments. Sternites avec deux rangées irregulières de soies antérieures relativement courtes aux segments II—III et VII—VIII, et une rangée aux segments IV—VI, de même qu'une rangée de soies postérieures, plus longues, aux segments II—VIII. Appareil copulateur avec la plaque basale longue, très effilée en avant; paramères et endomères grêles; sac génital avec une denticulation relativement grossière et sclérite sans projections postéro-latérales; pénis rétréci en arrière, avec des projections latérales antérieures et sans barbes postérieures.

Femelle: Tête comme chez le mâle; longueur chez les spécimens de *Falco jugger* 0,33—0,35 mm (n = 4), largeur 0,48—0,50 mm, et l'indice céphalique 1,43—1,48. Huit femelles de *F. biarmicus abyssinicus* mesurent 0,33—0,36 mm sur 0,49—0,52 mm, et l'indice céphalique est de 1,39—1,48. Six spécimens de *Butastur teesa* mesurent 0,30—0,33 mm sur 0,46—0,49 mm, et l'indice céphalique est de 1,43—1,48 (n = 4).

Thorax comme celui du mâle. Chez les femelles de *Falco jugger*, le prothorax a 0,31—0,37 mm de large (n = 4) et possède des soies marginales «x» symétriques, normales (2 fois chez 2 spécimens observés), un peu plus courtes (2 fois chez 2 autres spécimens observés), ou courtes, comme on peut le voir sur les photos (fig. 21, 22) (2 fois, sur 2 autres spécimens). Chez les femelles de *F. biarmicus abyssinicus*, le prothorax mesure 0,31—0,41 mm (n = 8) et possède des soies «x» symétriques courtes (3 fois), ou très courtes (3 fois); ou asymétriques avec 1 soie normale et 1 soie courte (3 fois), 1 soie normale +1 soie très courte (1 fois) ou 1 soie très courte (1 fois), ou 1 soie courte +1 soie très courte (1 fois)[1]). Chez celles de *Butastur teesa*, le prothorax a 0,33 mm (n = 4) et 2 soies «x» symétriques, normales (2 fois) ou relativement courtes (2 fois). Méso-métathorax mesurant respectivement 0,37—0,46 mm (n = 4; *Falco jugger*); 0,44—0,52 mm (n = 8; *F. biarmicus abyssinicus*); et 0,39—0,44 mm (n = 4; *Butastur teesa*).

Abdomen elliptique, allongé, relativement étroit, longueur 1,17—1,35 mm (n = 4; *Falco jugger*); 1,30—1,36 mm (n = 8; *F. biarmicus abyssinicus*); et 1,24—1,39 mm (n = 4; *Butastur teesa*), avec les segments II—III un peu plus longs que les suivants. Plaques tergales portant une rangée antérieure de soies subégales, relativement courtes, atteignant la base des soies postérieures, ayant, chez les femelles de *F. jugger* étudiées, un total de 8—9 soies au segment I; 11—13 au segment II; 12—14 au segment III; 12—15 au segment IV; 13 au segment V; 11—12 au segment VI; 6—10 au segment VII; 6—7 au segment VIII; et 0 au segment IX. Egalement une rangée de soies tergocentrales très allongées, atteignant normalement la base de celles du tergite suivant, formée par 6 soies aux segments I, VI et VII; 10 au segment II; 8—9 au segment III; 8 au segment IV; 6—7 au segment V; et 5—6 au segment VIII. Chez les femelles de

---

[1]) Christopher Lyal, après avoir comparé notre Fig. 8 avec d'autres spécimens du British Museum (Natural History), nous écrivit le 25 mai 1982: «We have no more specimens of *Colpocephalum* from *Falco jugger*, but I have been through our collection of *C. zerafae* comparing the specimens with the photograph you sent. The variation seems to be confined to the seta I have marked «x» on the sketch below. In *zerafae* from *Falco amurensis, berigorae, cenchroides, neumanni, newtoni, rupicoloides, sparverius, tinnunculus, vespertinus, Gampsonys swainsoni* and *Lophaetus occipitalis*, «x» is always large; in some specimens from *F. biarmicus abyssinicus*, it is large while in others it may be smaller, even more than in your photograph, and specimens are frequently asymmetric in this respect. In specimens from *F. peregrinus*, the seta is as small or in some cases smaller than in your photograph».

F. biarmicus abyssinicus, on observe des soies des mêmes types, dont 4—10 antérieures au segment I; 9—12 au segment II; 8—14 au segment III; 7—12 au segment IV; 6—11 au segment V; 6—9 au segment VI; 4—6 au segment VII; et 1—9 au segment VIII. On compte 6—8 tergo-centrales au segment I; 7—10 aux segments II—III; 6—11 au segment IV; 5—7 au segment V; 5—6 au segment VI; 6 au segment VII; et 1—5 au segment VIII. Chez les femelles de *Butastur teesa*, les soies sont semblables (respectivement) au nombre de 4—8 antérieures aux segments I, V et VII; 10—12 au segment II; 8—10 au segment III; 6—10 au segment IV; 4—9 au segment VI; et 0—2 au segment VIII. Les soies tergo-centrales sont au nombre de 6—7 aux segments I, VI et VII; 10—12 au segment II; 8—10 au segment III; 6—8 aux segments IV et V; et 5—6 au segment VIII. Segment IX (fig. 23, 24) sans soies antérieures chez les deux femelles de *F. jugger* et presque toutes celles de *F. biarmicus abyssinicus* (parfois 1—2 soies), de même que les femelles de *Butastur teesa* (en deux cas 0+1 spinule); 7—13 soies robustes et plus ou moins allongées (spécialement lorsqu'on les compare avec les soies homologues de *C. subzerafae*), reparties irrégulièrement et qui occupent les champs médians et latéraux, dont 1—3 [2]) parfois plus petites. Soies post-stigmatiques longues aux segments I—VI et considérablement plus longues aux segments VII—IX. Sternites avec deux rangées irrégulières de soies antérieures aux segments II, III et VII—IX; une rangée de soies antérieures aux segments IV et VI; et une rangée de soies postérieures aux segments I—VII. Ouverture génitale arrondie, avec une rangée marginale de soies et des franges latérales de 5—9 soies courbées. Anus émarginé en arrière, avec une rangée dorsale et une rangée ventrale de soies, 4 soies dorsales internes plus allongées et 2 soies robustes ventrales internes.

Ansari décrivit trois fois le *Colpocephalum zerafae* comme espèce nouvelle, sucessivement en 1955, 1956 et 1957, l'holotype étant une femelle obtenue sur *Falco jugger*. Price & Beer, qui n'ont pas vu ni la description «originale», ni des spécimens prélevés sur l'hôte typique, ont fait une description de ce qu'ils considèrent être *C. zerafae*, à partir de nombreux spécimens de 10 espèces du genre *Falco*. Les spécimens étudiés par les auteurs provenaient des faucons suivants: *Falco peregrinus*, du Chili, des Etats-Unis et de l'Amérique du Sud; *F. sparverius*, de l'Alaska, du Canada, des Etats-Unis et de Puerto Rico; *F. subbuteo*, sans indications d'origine; *F. naumanni*, de la Palestine; *F. t. tinnunculus*, de l'Ouganda; *F. mexicanus*, des Etats-Unis; *F. columbarius*, du Canada et de Puerto Rico; *F. amurensis*, du Kenya; *F. vespertinus*, de l'île Fair; *F. biarmicus abyssinicus*, de la Somalie; et encore d'*Accipiter badius*, de l'Inde, *Gampsonys s. swainsoni*, de l'Argentine, et *Lophaetus occipitalis*, de l'Ouganda.

Grâce à Christopher H. C. Lyal, du British Museum (Natural History), il nous a été possible d'avoir la première description originale d'Ansari (1955). Comme il a déjà été dit par Price & Beer (1963), les descriptions sont inadéquates et s'appuyent sur des caractères non significatifs, communs à d'autres *Colpocephalum*.

> «(iv) *COLPOCEPHALUM ZERAFAE* sp. nov.
> Female: — Head rounded in front. Ocular notch well developed but feebly pigmented. Gular plate with a least eight hairs. Prothorax well developed, about twice as long as in *Colpocephalum griffoneae*, posterior femora with three subequal combs of 9—14 hairs and a fourth row of four hairs and a few scattered setae. Abdomen oblong, with two rows of hairs to each segment. Ventral hairs short. Sternal plate III with two combs of 13—18 setae.

---

[2]) Exceptionnellement 2 soies allongées et 6 petites chez une femelle de *Falco jugger*, de l'Afghanistan, et 9 soies +1 épine, chez une autre de *Butastur teesa*.

> Holotype (female): — Preantennal region 0.35 0.51 mm, hind head 0.39 0.51 mm, prothorax 0.14 0.35 mm, metathorax 0.11 0.38 mm, and abdomen 1.04 0.61 mm.
> Type-host: — The larger Falcon (*Falco jugger* Gray).»

En s'appuyant sur un raisonnement par analogie avec les autres spécimens prélevés sur des oiseaux du genre *Falco* qu'ils ont examiné, Price & Beer écrivirent: «We have been unable to see the 'original' description of this species or to obtain specimens from the type host. We have seen the other two papers in which *C. zerafae* was described as 'new' and we believe that Ansari (1956; but published in 1957) probably presented the least inadequate of the three descriptions. The meaningless discussion and the sketchy drawings gave no means to distinguish this species from our other *Falco* materials. Since our specimens from 10 other *Falco* species are all similar, we assume for the present that that from *F. jugger* is also». Malheureusement, la réalité diffère de l'intuition née des probabilités, puisque les femelles prélevées sur *F. jugger* diffèrent du *Colpocephalum zerafae* sensu Price & Beer, à l'exception de celles de *Falco biarmicus abyssinicus*, que nous considérons ici conspécifiques avec l'espèce d'Ansari, ce qui nous empêche d'accepter l'extrapolation des auteurs sur leur identité spécifique, car elle est basée sur un faux raisonnement analogique. En plus, quand Price & Beer caractérisent la chétotaxie du segment VIII des femelles comme étant formée par 4—6 soies tergo-centrales «with lengths varying from all minute through various combinations of minute and longer setae to all elongate», ils ne spécifient pas si ces variations se vérifient dans toutes les populations qu'ils ont examinées ou s'il s'agit, au contraire, d'un caractère particulier à des formes parasites de certains hôtes seulement, comme c'est le cas d'ailleurs. De plus, on peut remarquer des différences non seulement sur la longueur des soies mais aussi sur leur position. Par example, *C. zerafae* (fig. 23, 24) a des soies longues et robustes insérées irregulièrement, tandis que celles de l'espèce polytypique *C. subzerafae*, malgré de petites variations de longueur, sont toujours fines et se situent dans une rangée transversale régulière, interrompue normalement sur la ligne médiane.

On remarque dans la description de Price & Beer une indéfinité semblable par rapport aux soies tergo-centrales des mâles[3]). De ce fait, la «pronounced tendency on last few segments [souligné par nous] to have minute setae within row» se vérifie chez *C. zerafae* à partir des segments III ou IV jusqu'au segment VIII. Chez *C. subzerafae* et ses sous-espèces, au contraire, cette tendance se rencontre seulement au tergite VIII.

En 1966, Price & Emerson réitéraient le même point, à propos de quelques formes décrites par Carriker en 1963, respectivement «*Colpocephalum f. falconii*» [= *Kurodaia f. falconii*[4])], «parasite de *Falco peregrina anatum*» [= *F. peregrinus anatum*]; «*C. falconii caerulescens*» [= *Kurodaia falconii caerulescens*[4]], parasite de «*F. fuscocaerulescens*» [= *F. f. fuscocaerulescens*]; et *C. falconii rufigularis*, parasite de «*F. ruficularis petoensis*» [d'après Peters, 1931 = *F. a. albigularis*]: «We have found no satisfactory means of separating series of *Colpocephalum* from various *Falco* species, including *F. peregrinus*, and we consider them all to be conspecific with *C. zerafae*». Voici un cas typique où, en partant de fausses prémisses et d'idées préconçues, on arriva à considérer comme conspécifiques des formes appartenant à des espèces et même à des genres différents tels que *Colpocephalum* Nitzsch et *Kurodaia* Uchida et encore par Price lui-même, à qui, à côté d'autres travaux sur les *Colpocephalum*, on doit d'importantes révisions du genre *Kurodaia* des Falconiformes et des Strigiformes.

---

[3]) Nous avions écrit, avant la réception du matériel du musée de Bonn: "Si on extrapole qu'à des femelles avec des caractères distinctifs identiques correspondent des mâles identiques, nous pouvons conclure que les spécimens de *F. jugger* et de *F. biarmicus abyssinicus* que nous avons vus, à l'exception du mâle holotype de la nouvelle espèce *C. zerafae*, sont conspécifiques". Cette assertion reçut pleine confirmation par l'étude des deux mâles de *F. jugger* de l'Afghanistan.

[4]) D'après Carriker, 1967 (article posthume, revisé par Emerson). La position du parasite de «*Falco rufigularis petoensis*» n'est pas bien définie dans cet article, où une fois il apparait comme sous-espèce d'un *Colpocephalum* dont la sous-espèce nominative fut transférée dans le genre *Kurodaia*.

Colpocephalum zerafae biarmicus n. subsp.

(fig. 3, 9, 15, carte I)

Holotype. British Museum (Natural History): 1 ♀, sur *Falco b. biarmicus* Temminck (coll. Meinertzhagen, no 752, «Cape Colony», juin 1909).

Description. Sous-espèce plus petite que la forme nominative, ayant, chez la femelle étudiée, 1,70 mm de long sur 0,60 mm de large.

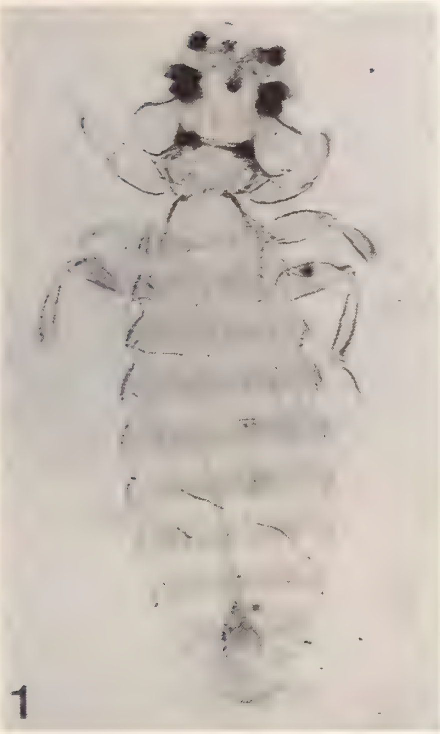
Mâle: Inconnu.

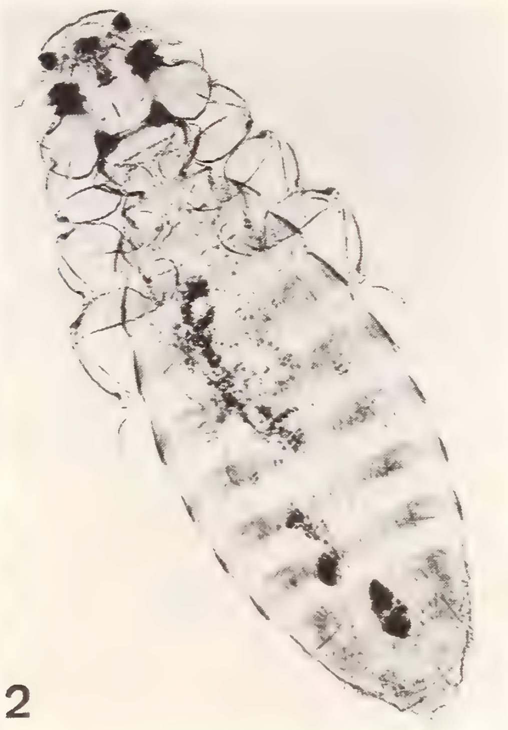
Femelle: Tête peu élargie aux tempes, avec 0,31 mm de long sur 0,46 mm de large; indice céphalique, 1,48. Bord antérieur arrondi. Yeux à doubles ommatidies, saillants sur le contour de la tête, avec 1 épine faible (20) et 1 soie très courte (19). Tempes relativement peu épaisses, arrondies, un peu déjetées en arrière. Nodules antérieurs petits, peu foncés. Nodules pré-oculaires irrégulièrement subquadrangulaires, très foncés.

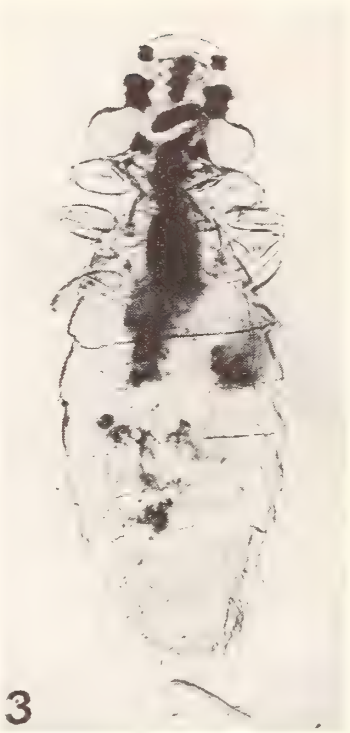
Thorax comme chez la sous-espèce nominative. Prothorax apparemmant avec la chètotaxie normale du groupe (5+3). Méso-métathorax avec 2 épines + 1 soie longue à l'angle et 5 soies longues marginales de chaque côté.

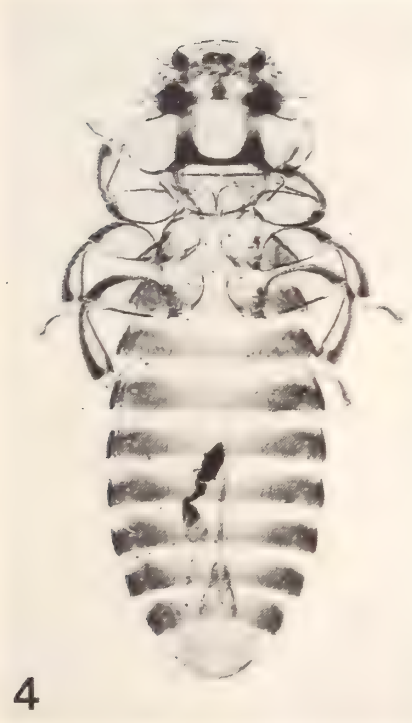
Abdomen elliptique, scalariforme. Plaques tergales avec une rangée antérieure de soies sub-égales, relativement courtes mais surpassant un peu la base des soies postérieures, avec un total de 5 soies au segment I, 9 aux segments II—IV, 8 aux segments V—VI, 4 au segment VII, 2 au segment VIII et 0 au segment IX; et une rangée de soies tergo-centrales surpassant la base de celles du tergite suivant, formée par 7 soies au segment I, 12 au segment II, 10 au segment III, 9 au segment IV, 4 au segments V—VI, 6 au segment VII et 5 au segment VIII; segment IX sans soies antérieures et avec deux paires de soies postérieures, l'une formée par des soies relativement robustes et allongées, et l'autre, plus en arrière, avec des soies plus courtes. Soies post-stigmatiques très longues dans tous les segments. Sternites avec deux rangées de soies antérieures aux segments I—III, une rangée de soies antérieures aux segments IV—VI et une rangée de soies postérieures aux segments I—VI. Ouverture génitale arrondie, avec une rangée marginale de soies spiniformes et une frange marginale latérale avec 9—10 soies courbées. Anus comme chez la sous-espèce nominative.

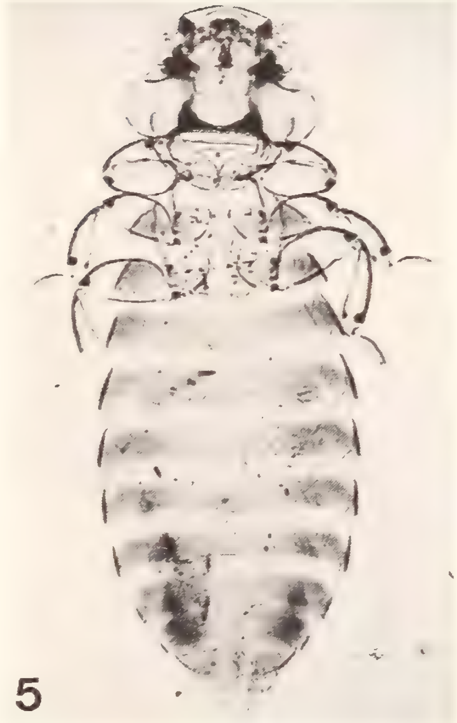
Colpocephalum zerafae biarmicus se distingue de la sous-espèce nominative surtout par les dimensions plus petites, les femelles ayant 1,86—2,12 mm de long sur 0,59—0,70 de large, chez *C. z. zerafae*, et 1,70 mm sur 0,60 mm chez *C. zerafae biarmicus*; et, la tête, respectivement 0,30—0,36 mm sur 0,46—0,49 mm, et 0,31 sur 0,46 mm. Une autre distinction importante consiste dans le nombre et la position des soies tergales du segment postérieur de la femelle.


1


2


3


4


5

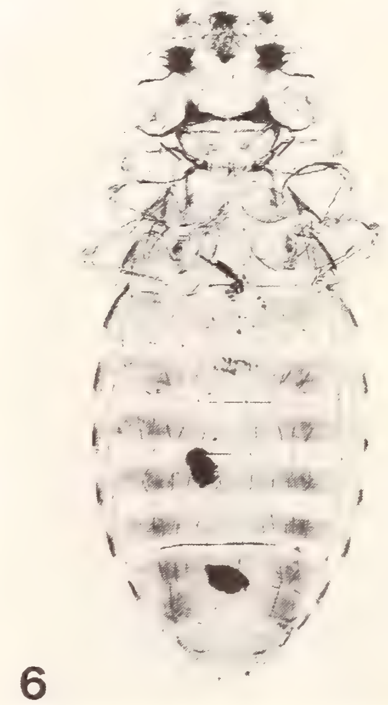

6

Fig. 1: *Colpocephalum zerafae*, ♂; spécimen de l'hôte typique, *Falco jugger*. Fig. 2: *Colpocephalum zerafae*, ♀; spécimen de *Falco jugger*. Fig. 3: *Colpocephalum zerafae biarmicus* n. subsp., ♀. Fig. 4: *Colpocephalum subzerafae* n. sp., ♂; spécimen de *Falco n. naumanni*. Fig. 5: *Colpocephalum subzerafae* n. sp., ♀; spécimen de *Falco n. naumanni*. Fig. 6: *Colpocephalum subzerafae* n. sp., ♀; spécimen de *Falco t. tinnunculus*.

Dowsett (1978) réunit dans la super-espèce[5]) *Falco biarmicus* l'espèce des savannes africaines *F. biarmicus*, avec une aire de reproduction qui va du Sénégal oriental au Soudan et à l'Afrique du Sud, *F. cherrug*, aussi polytypique et partiellement migratrice (Moreau, 1981), des régions montagneuses de l'Afrique centrale, et l'espèce monotypique *F. jugger*, de l'Inde. Ces trois espèces seraient apparemmant allopatriques par rapport à leurs aires de reproduction («breeding ranges») et écologiquement très semblables, bien que, d'après les cartes de Grossman & Hamlet (1965) et de Moreau (1981), au nord de l'Inde il y a des zones possiblement parapatriques, soit de contact géographique sans reproduction mutuelle, entre *F. cherrug* et *F. jugger*; elles avaient été réuni par Peters (1931) dans un sous-genre, *Hierofalco*, ensemble avec *Falco altaicus*, *F. mexicanus* et *F. rusticolus*. Toutefois, d'après Dowsett (loc. cit.) "possibly the Palearctic *F. altaicus* and the Nearctic *F. mexicanus* are also closely related to this superspecies [*Falco biarmicus* superspecies], but in view of the often held view that all five species should be considered members of a species-group with the Holarctic *F. rusticolus*, it is better to exclude them here. There can be little doubt that *F. biarmicus*, *F. cherrug* and *F. jugger* are more closely interrelated than anyone is to *F. rusticolus* and its allies".

---

[5]) «Superspecies» (Mayr, 1931 in 1963 et 1987; Amadon, 1966, 1968), groupe monophylétique d'espèces entièrement ou essentiellement allopatriques, correspondant aux «Artenkreise» de Rensch (1928 in 1959), «mosaic of species» or «geographic subgenera».

Malgré l'objectivité des facteurs de la diagnose différentielle de *C. zerafae biarmicus* avec la sous-espèce nominative, l'observation de la seule femelle provenant de «Cape Colony» ne nous permet pas la conclusion que cette sous-espèce est restreinte à l'extrémité méridionale d'Afrique australe ou s'elle accompagne la distribution géographique de *Falco b. biarmicus*, son hôte typique, laquelle s'étend de l'Angola et du Kenya vers le sud jusqu'au Cap. En tout cas elle est substitue par *Colpocephalum z. zerafae* sur *F. biarmicus abyssinicus*, sous-espèce qui s'étend de la Nigéria et le Sudan, l'Erythrée, Aden et la Somalie (d'où était originaire le matériel étudié par nous), jusqu'à la région des Grands Lacs, en Afrique orientale. Parmi les autres formes de *biarmicus*, *F. biarmicus tanypterus* Schlegel, de la Nubie, sud de l'Egypte, Palestine et Arabie, serait un hôte potentiel qui établirait la continuité entre les *Colpocephalum* du *F. biarmicus abyssinicus* et ceux des hôtes de l'Insulinde, l'Inde et l'Afghanistan, notamment *F. jugger* et *Butastur teesa*.

Colpocephalum subzerafae n. sp.

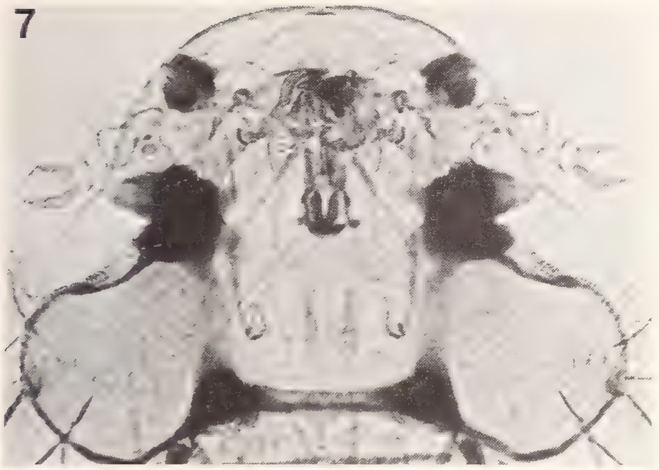
(fig. 4—6, 10, 16—19, cartes II—VI)

Colpocephalum zerafae „ANSARI, s. lat.", Price & Beer 1963, Canad. Ent. 95: 758, pro parte; hôtes: *Falco peregrinus*, *F. sparverius* subsp., *F. subbuteo*, *F. naumanni*, *F. t. tinnunculus*, *F. mexicanus*, *F. c. columbarius*, *F. amurensis*, *F. vespertinus*, *Accipiter badius*, *Gampsonyx s. swainsoni* et *Lophaetus occipitalis*. — Emerson 1964, Checklist, p. 42, — hôtes: *Falco peregrinus*, *F. sparverius*, *F. mexicanus* et *F. columbarius*. — Keirans 1967, Agric. Exper. Stat. Bull., 492: 33; hôtes: *Falco sparverius* et *F. columbarius*.

Colpocephalum zerafae, Emerson in McClure & Ratanaworabhan (reçu 1973), Some Ectoparasites p. 109, nec Ansari; hôte: *Falco tinnunculus*. — Tendeiro, Miranda Restivo & Mocci Demartis 1979, Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne), 8 (1—2): 36; hôtes: *Falco t. tinnunculus*, *Falco peregrinus* et, par transgression parasitaire, *Buteo buteo arrigonii*.

Matériel. British Museum (Natural History): 12♂ et 27 ♀, sur *Falco n. naumanni*, respectivement 2 ♂ et 3 ♀ (coll. Meinertzhagen, no 7130, Kenya, mars 1936), 8 ♂ et 20 ♀ (coll. Meinertzhagen, no 10117—21, Afghanistan, mai 1937), 2 ♀ (no 385, Palestine, septembre 1946, B. M. 1946—219) et 2 ♂ et 2 ♀ (coll. Meinertzhagen, no 20180, Palestine, avril 1953, B. M. 1953—275); 3 ♂ et 5 ♀, sur *Falco p. peregrinus* (coll. M. Rothschild, no 320, îles Britanniques, 13 janvier 1939); 3 ♂ et 3 ♀ de «*Colpocephalum zerafae* Ansari», sur *Falco* [*p.*] *peregrinus* (coll. J. E. Cooper, captive, Royaume-Uni, Brit. Mus. 1969—727); 3 ♂ et 3 ♀, sur *Falco peregrinus* subsp.?, respectivement 1 ♂ et 1 ♀ (sans autres indications) et 2 ♂ et 2 ♀ (Europe, Zoo de Londres, mort le 11 novembre 1913, reçu au B. M. le 13 novembre 1913); 1 ♀, sur *Falco concolor* (coll. Meinertzhagen, no 3968, Egypte); 2 ♂ et 5 ♀ de «*Colpocephalum zerafae*

7



8

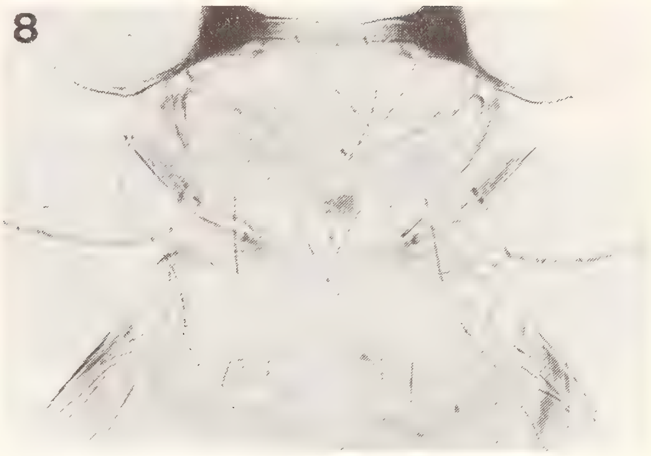
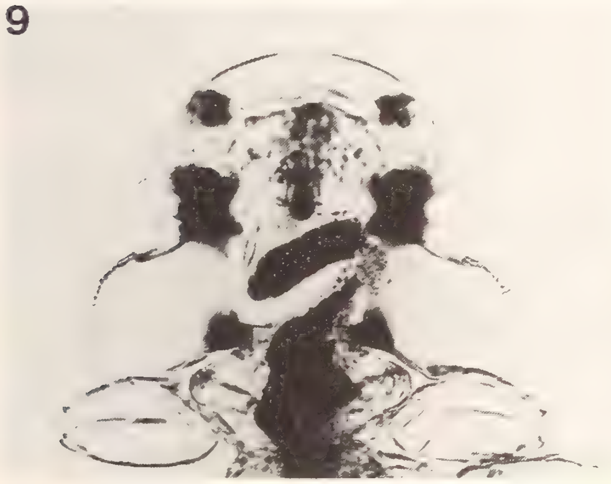
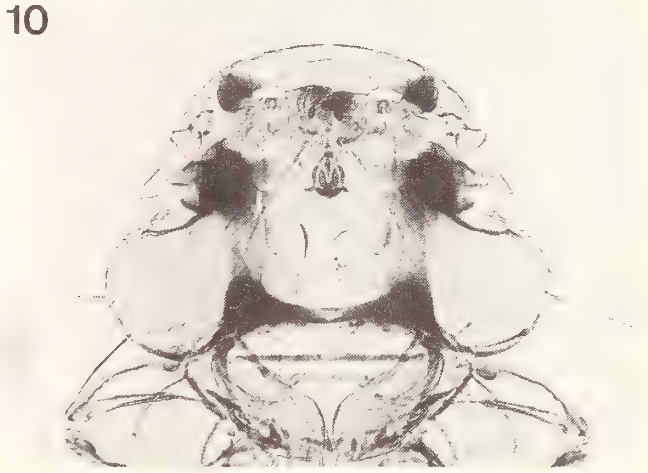


Fig. 7: *Colpocephalum zerafae*, ♀; spécimen de *Falco jugger.* Fig. 8: Détail du thorax.

9



10



11

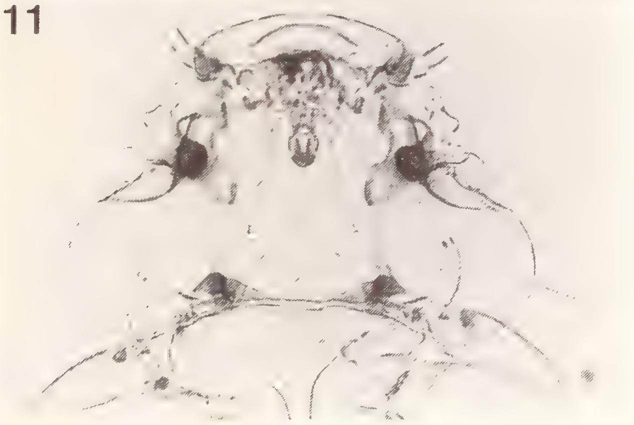


Fig. 9: *Colpocephalum zerafae biarmicus* n. subsp., ♀; Tête. Fig. 10: *Colpocephalum s. subzerafae* n. sp., ♂; Tête; spécimen de *Falco t. tinnunculus.* Fig. 11: *Colpocephalum berigorae* n. sp., ♀.

Ansari», sur *Falco vespertinus*, respectivement 2 ♂ et 2 ♀ («Bird Observatory», île Fair, Angleterre, Brit. Mus. 1955—795, «det. R. D. Price 1962») et 3 ♀, (coll. G. A. Mavromonslakis, Cherkes, Chypre, 8 octobre 1945); 6 ♂ et 6 ♀ de «*Colpocephalum zerafae* Ansari, 1955», sur *Falco amurensis* Radde, respectivement 2 ♂ et 2 ♀ (no 310, lac Elmentaita, Kenya, 27 novembre 1951, Brit. Mus. 1952—270, «det R. D. Price 1962») et 4 ♂ et 4 ♀ (coll. W. W. A. Philips, Atoll d'Addu, îles Maldives, 19 novembre 1958, Brit. Mus. 1959—560); 16 ♂ et 36 ♀, sur *Falco t. tinnunculus*, respectivement 1 ♂ et 5 ♀ (coll. Meinertzhagen, no 3892, «Asia Minor», juin 1935, 1 ♂ et 6 ♀ (coll. Meinertzhagen, no 4105, N. E. Pologne, août 1955, hôte immature), 13 ♂ et 19 ♀ (coll. Meinertzhagen, N. E. Pologne, août 1935), 6 ♀ (coll.

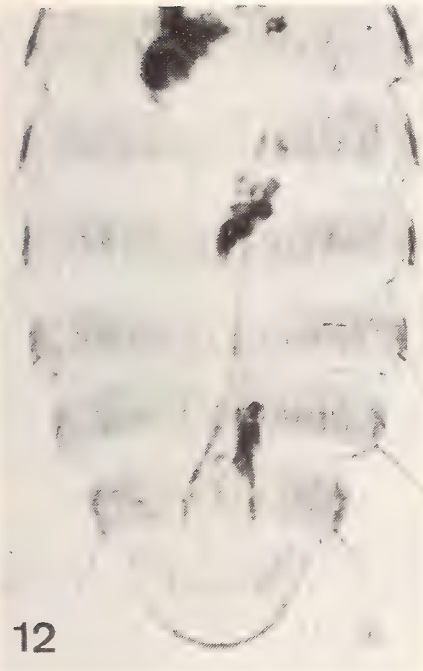
Meinertzhagen, no 6079, Kenya, janvier 1936) et 1 ♂ (coll. W. W. A. Phillips, Uva P., Ceylon [=Sri Lanka], 3.500 ft., 14 janvier 1948); 2 ♀, sur *Falco cenchroides* (coll. J. H. Calabary, Smith Pt., Port Essington, N. T. [= Territoire du Nord], Australie, 14 juillet 1965, Brit. Mus. 1971—449); 1 ♂ 1 ♀ de «*Colpocephalum zerafae* Ansari? 1955», sur *Falco r. rupicoloides* (coll. J. Ooshuizen et M. Markus, Bronkhorstsprint, Transvaal, 22 avril 1967, Brit. Mus. 1967—628; 4 ♀ de «*Colpocephalum zerafae* Ansari, 1955», sur la Crécerelle américaine, «*Falco sparverius*» [= *Falco s. sparverius*] (coll. R. E. Elbel, N. Skull Valley, Toele Co., Utah, U. S. A., 7 + 21 mai 1965, Brit. Mus. 1967—739, «det. R. D. Price»; et 1 ♀ de «*Colpocephalum zerafae* Ansari, 1955», sur «*Falco sparverius*» [= *F. sparverius brevipennis*] (Wilhelmina, Curaçao, 9 avril 1949, Brit. Mus. 1954—224). Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (Bonn): 14 ♂, 17 ♀, 1 ♀ immature et 5 jeunes de *Colpocephalum* (paratypes), sur *Falco n. naumanni*, respectivement 5 ♂ et 1 ♀ (coll. J. Niethammer, Doschi/Afgh., 30 avril 1966, ZFMK 1979/276), 1 ♀ immature (coll. Klockenhoff, ref. C. A. 3, b. Mukur, Afghanistan, 17 avril 1963, ZFMK 1979/2, 183, det. Klockenhoff), 3 ♂, 4 ♀ et 1 jeune (coll. Klockenhoff, ref. C. A. 1059 + 1060, Kunduz-Kizel-Kala, N. Afghanistan, 21 mai 1969, ZFMK 1979/2. 192—2.195) et 6 ♂, 11 ♀ et 4 jeunes (coll. Klockenhoff, ref. 1062, Kunduz-Kizel-Kala, N. Afghanistan, 21 mai 1969, ZFMK 1979/2.184—1.191).

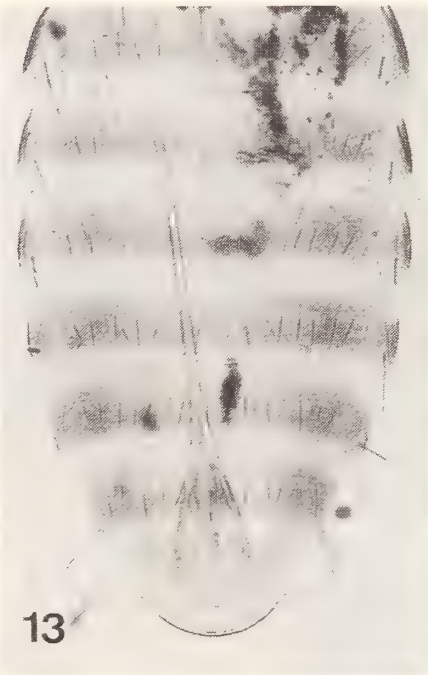
Holotype (♂) et allotype (♀), de *Falco n. naumanni*, au British Museum (Natural History), Londres; paratypes de tous les hôtes étudiés, dans ce même musée et au Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Description. Espèce petite, longueur chez 5 mâles mesurés du *Falco n. naumanni*, 1,71—1,77 mm, largeur 0,56—0,60 mm; et longueur chez 8 femelles, 2,00—2,09 mm. Les spécimens du *F. t. tinnunculus* sont un peu plus courts, le mâle mesurant 1,66 mm de long sur 0,59 mm de large; et 6 femelles, 1,79—1,94 mm. 2 femelles du *F. sparverius* ont 1,85—2,07 mm sur 0,69—0,80 mm. 4 mâles du *F. amurensis* mesurent 1,62—1,75 mm de long sur 0,56—0,58 mm de large; et, 5 femelles, 1,86—2,02 mm. Chez 2 mâles obtenus sur *F. vespertinus*, nous trouvâmes 1,71 mm de long sur 0,56—0,59 mm de large; et, chez 5 femelles, 1,83—2,00 mm sur 0,72—0,76 mm. 4 femelles de *F. newtoni* ont 1,79—1,81 mm de long sur 0,68—0,74 mm de large. Le seule mâle vu sur *F. rupicoloides* mesure 1,71 mm de long sur 0,58 mm de large; et la femelle, 1,93 mm sur 0,74 mm. Les femelles de *Falco cenchroides* ont 2,02—2,05 mm de long sur 0,77 mm de large.

Mâle: Tête très élargie aux tempes, plus d'une fois et demi plus large que longue, ayant, chez 5 spécimens de *F. n. naumanni*, 0,31—0,35 mm de long sur 0,51—0,53 mm de large, indice céphalique 1,51—1,65; de *F. t. tinnuculus*, 0,34 mm sur 0,52 mm, indice céphalique 1,53; de *F. amurensis*, 0,32—0,35 mm (n = 4) sur 0,51—0,52 mm, indice céphalique 1,49—1,63; de *F. vespertinus*, 0,33 mm sur 0,51—0,52 mm (n = 2), indice céphalique 1,55—1,56; et, de *F. rupicoloides*, 0,33 mm sur 0,52 mm, indice céphalique 1,58. Région antérieure peu allongée. Bord antérieur en arc surbaissé. Deux soies faibles (8 et 10) et 2 allongées (9 et 11) préoculaires. Yeux saillants, à deux ommatidies, l'antérieure grande et anguleuse, avec 1 épine faible (20) et 1 soie fine (19) oculaires. Tempes relativement épaisses, plus élargies en avant et un peu déjetées en arrière. Bord occipital subrectiligne. Nodules antérieurs petits, peu foncés. Nodules préoculaires irréguliers, relativement petits. Bande occipitale nette, étroite.

Thorax un peu plus court et plus large que la tête. Prothorax ayant, chez 5 mâles de *Falco n. naumanni*, 0,33—0,37 mm de large; de *F. t. tinnunculus*, 0,34 mm (n = 1); de *F. amurensis*, 0,32—0,34 mm (n = 4); de *F. vespertinus*, 0,35 mm (n = 2) et, de *F. rupicoloides*, 0,34 mm (n = 1). Les trois soies externes sont plus longues et robustes que les deux internes. Méso-métathorax respectivement large de 0,42—0,45


12


13

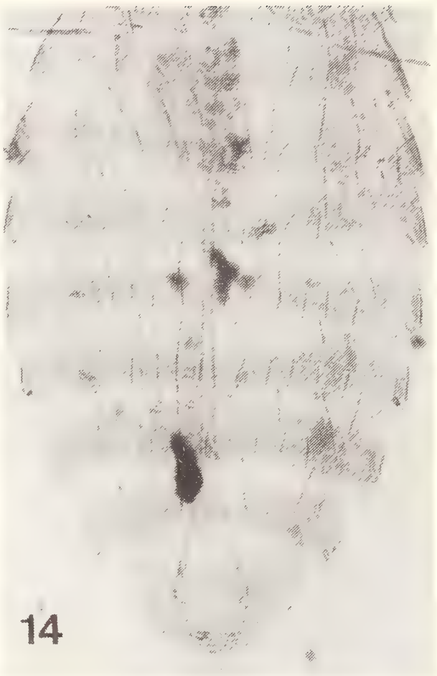

14

Fig. 12: *Colpocephalum zerafae* s. str., ♂; Abdomen (face dorsale); spécimen de *Falco biarmicus abyssinicus*. Fig. 13: *Colpocephalum zerafae*, ♂; Abdomen; spécimen de *Falco biarmicus abyssinicus*. Fig. 14: *Colpocephalum subzerafae exiguum* n. subsp., ♂; Abdomen (fac. dorsale).

mm (n = 5; *F. n. naumanni*), 0,44 mm (n = 1; *F. t. tinnunculus*), 0,43—0,44 mm (n = 4; *F. amurensis*), 0,43 mm (n = 2; *F. vespertinus*), 0,43 mm (n = 1; *F. rupicoloides*), 1—2 épines +1 soie longue à l'angle et, de chaque côté, 1 soie longue +4—5 soies allongées marginales.

Abdomen elliptique, scalariforme, relativement étroit, avec les trois premiers segments un peu plus longs, ayant, chez 5 mâles de *Falco n. naumanni*, 1,06—1,12 mm de long; de *F. tinnunculus*, 1,02 mm (n = 1); de *F. amurensis*, 1,00—1,10 (n = 4); de *F. vespertinus*, 1,08 mm (n = 2) et, de *F. rupicoloides*, 1,08 mm (n = 1). Plaques tergales bien sclérotisées, avec une rangée antérieure de soies courtes, subégales, atteignant les bases des soies postérieures, et ayant, chez les spécimens du *Falco n. naumanni*, un total de 7—10 soies au segment I, 8—20 au segment II, 12—16 aux segments III—IV, 10—15 au segment V, 9—15 au segment VI, 5—8 au segment VII, 2 au segment VIII et 0 au segment IX; et une rangée de soies tergo-centrales très allongées aux segments I—VII, surpassant la base de celles du segment suivant, formée par 7—8 soies au segment I, 8 au segment II, 8—10 aux segments III—IV, 6—9 au segment V, 6—8 au segment VI, 5—8 au segment VII et 1 soie allongée +3 soies courtes au segment VIII. Soies post-stigmatiques longues dans tous les segments. Sternites avec deux rangées irrégulières de soies antérieures aux segments II—V, une rangée de soies antérieures aux segments VI—VII et une rangée de soies postérieures plus allongées aux segments II—VII; ensemble des sternites VIII—IX avec des soies parsemées et une rangée postérieure avec 8 soies allongées. Appareil copulateur comme dans la fig. 27 de Price & Beer (1963).

Femelle: Tête comme chez le mâle, ayant, chez 8 spécimens de *Falco n. naumanni*, 0,34—0,36 mm de long sur 0,54—0,58 mm de large, avec des indices céphaliques de 1,56 à 1,66; de *F. t. tinnunculus*, 0,33—0,34 mm sur 0,52—0,55 mm (n = 6), correspondant à des indices céphaliques entre 1,56 et 1,67; de *F. sparverius*, 0,36—0,37 mm (n = 2) sur 0,55 mm, indice céphalique 1,49—1,53; de *F. amurensis*, 0,34—0,36 mm (n = 5) sur 0,55—0,59 mm, indice céphalique 1,53—1,68; de *F. vespertinus*, 0,33—0,36 mm (n = 5) sur 0,52—0,55 mm, indice céphalique 1,50—1,64; de *F. newtoni*, 0,33—0,36 mm (n = 4) sur 0,48—0,55 mm, indice céphalique 1,41—1,53; de *F. cenchroides*, 0,36—0,37 mm (n = 2) sur 0,61—0,62 mm, indice céphalique 1,65—1,72; et, de *F. rupicoloides*, 0,35 mm sur 0,54 mm (n = 1), indice céphalique 1,54.

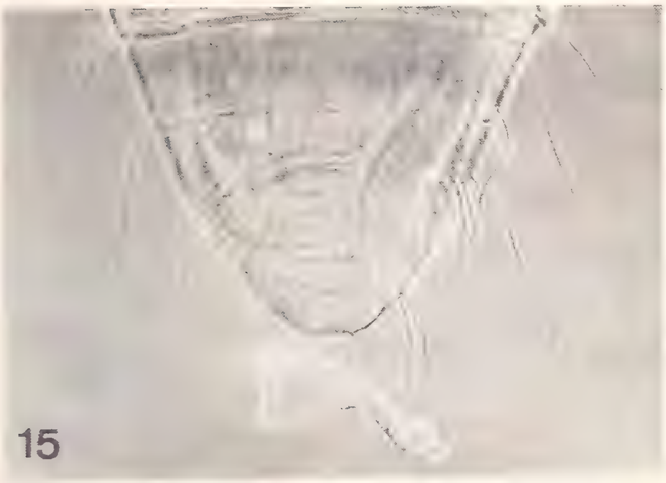
Thorax comme chez le mâle. Prothorax ayant, chez 8 femelles de *Falco n. naumanni*, 0,35—0,39 mm de large (n = 8); de *F. t. tinnunculus*, 0,34—0,37 mm (n = 6); de *F. sparverius*, 0,34—0,36 mm (n = 2); de *F. amurensis*, 0,37—0,39 mm (n = 5); de *F. vespertinus*, 0,36—0,38 mm (n = 5); de *F. newtoni*, 0,32—0,37 mm (n = 4); de *F. cenchroides*, 0,39—0,40 mm (n = 2); et, de *F. rupicoloides*, 0,37 mm (n = 1). Méso-métathorax respectivement large de 0,51—0,56 mm (n = 8; *F. n. naumanni*); 0,47—0,51 mm (n = 6; *F. tinnunculus*); 0,52—0,55 mm (n = 2; *F. sparverius*); 0,49—0,53 mm (n = 5; *F. amurensis*); 0,50—0,52 mm (n = 5; *F. vespertinus*); 0,45—0,50 mm (n = 4; *F. newtoni*); 0,52—0,55 mm (n = 2; *F. cenchroides*); et 0,50 mm (n = 1; *F. rupicoloides*).

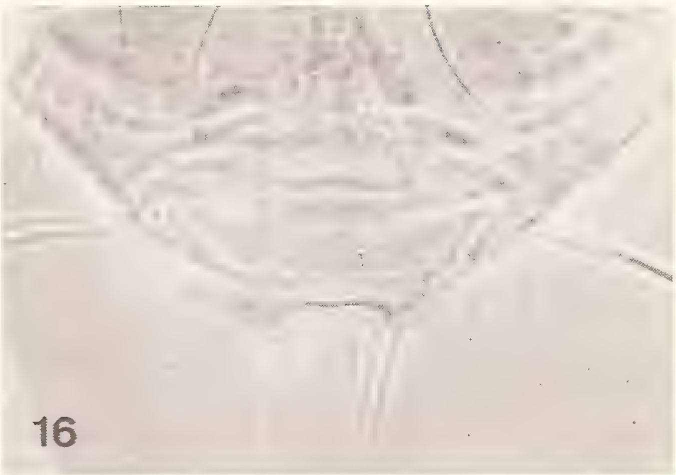
Abdomen ovale, relativement large (élliptique, allongé et relativement étroit chez les femelles de *Colpocephalum zerafae*), ayant, chez 8 femelles de *Falco n. naumanni*, 1,23—1,48 mm de long; de *F. t. tinnunculus*, 1,16—1,.28 mm (n = 6); de *F. sparverius*, 1,20—1,33 mm (n = 2); de *F. amurensis*, 1,17—1,33 mm (n = 5); de *F. vespertinus*, 1,17—1,31 mm (n = 5); de *F. newtoni*, 1,14—1,18 mm (n = 4); de *F. cenchroides*, 1,29—1,31 mm (n = 2); et, de *F. rupicoloides*, 1,26 mm (n = 1). Soies tergales antérieures courtes, formant une rangée de 2—8 au segment I, 5—10 au segment II, 4—8 au segment III, 5—14 au segment IV, 3—11 au segment V, 3—14 au segment VI, 0—9 au segment VII et 0—4 soies courtes ou relativement courtes au segment VIII; soies tergo-centrales allongées, les plus longues surpassant la base de celles du segment suivant, avec 7—9 aux segments I—II, 6—10 au segment III, 8—9 au segment IV, 6—8 aux segments V—VI, 5—8 au segment VII et 4 soies courtes +2 longues, 3 courtes +3 longues ou 2 longues +2 moyennes +3 courtes au segment VIII. Tergite IX (fig. 16, 17, 19) en général dépourvu de soies antérieures, parfois avec 1 ou 2 soies courtes ou très courtes, et avec une rangée postérieure régulière de 4—7 soies courtes ou très courtes, interrompue sur la ligne médiane, et une paire de soies marginales très longues. Soies poststigmatiques très longues dans tous les segments. Ouverture génitale et anus du type *zerafae*.

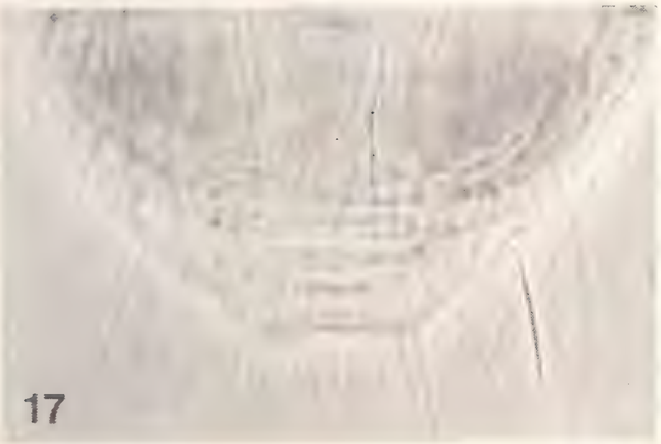
La distinction entre *Colpocephalum zerafae* Ansari s. str., rencontré par nous sur *Falco jugger*, *F. biarmicus abyssinicus* et *Butastur teesa*, et *C. subzerafae* n. sp. se fait surtout par la chétotaxie tergo-centrale des segments V—VIII du mâle et du segment IX de la femelle. La stabilité de son arrangement chez les deux sexes est mise en évidence chez tous les spécimens, d'où nous pouvons assumer qu'elle se maintient comme caractéristique spécifique différentielle. La tendance prononcée pour la présence de soies minuscules aux rangées tergo-centrales, de laquelle parlent Price & Beer⁶), est confirmée pour *C. zerafae* Ansari s. str. mais pas pour *C. subzerafae* et

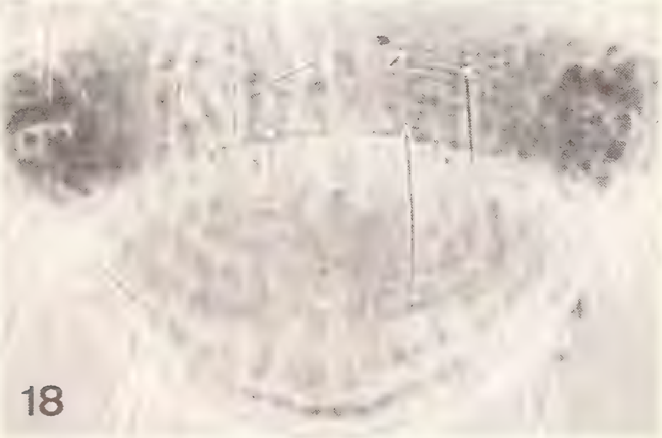
---

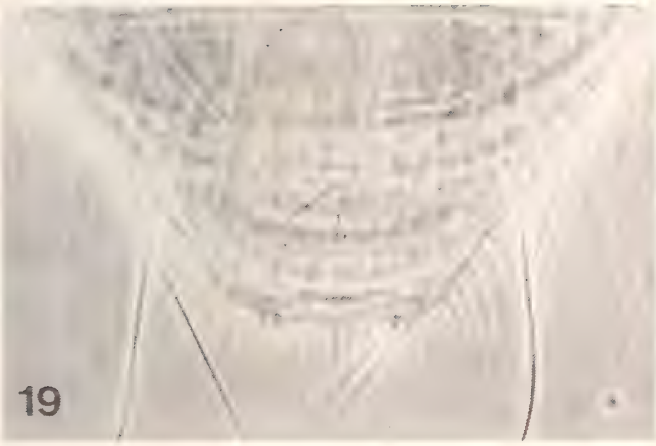
⁶) «Tergocentral setae (with) pronounced tendency on last few segments to have minute setae within row».











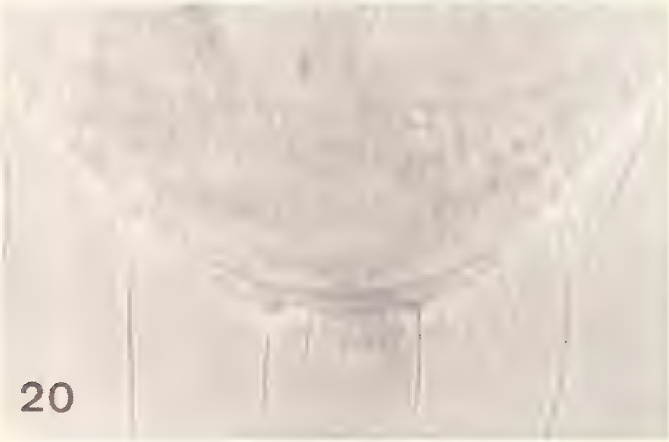


Fig. 15: *Colpocephalum zerafae biarmicus* n. subsp., ♀; Extrémité postérieure. Fig. 16: *Colpocephalum subzerafae* n. sp., ♀; Extrémité postérieure; spécimen de *Falco n. naumanni.* Fig. 17: *Colpocephalum subzerafae* n. sp., ♀; Extrémité postérieure; spécimen de *Falco cenchroides.* Fig. 18: *Colpocephalum subzerafae* n. sp., ♂; Extrémité postérieure; spécimen de *Falco r. rupicoloides.* Fig. 19: *Colpocephalum subzerafae* n. sp., ♀; Extrémité postérieure; spécimen de *Falco r. rupicoloides.* Fig. 20: *Colpocephalum berigorae* n. sp., ♀; Extrémité postérieure.

sa sous-espèce; de même par rapport à la chétotaxie du segment IX des femelles[7]). En ce qui concerne le segment VIII du mâle, les données des auteurs[8]) sont confirmées pour *C. subzerafae*, mais pas pour *C. zerafae*, dont les soies tergo-centrales sont toujours minuscules.

---

[7]) «Tergite IX with (. . .) 4—10 minute to short inner posterior setae».

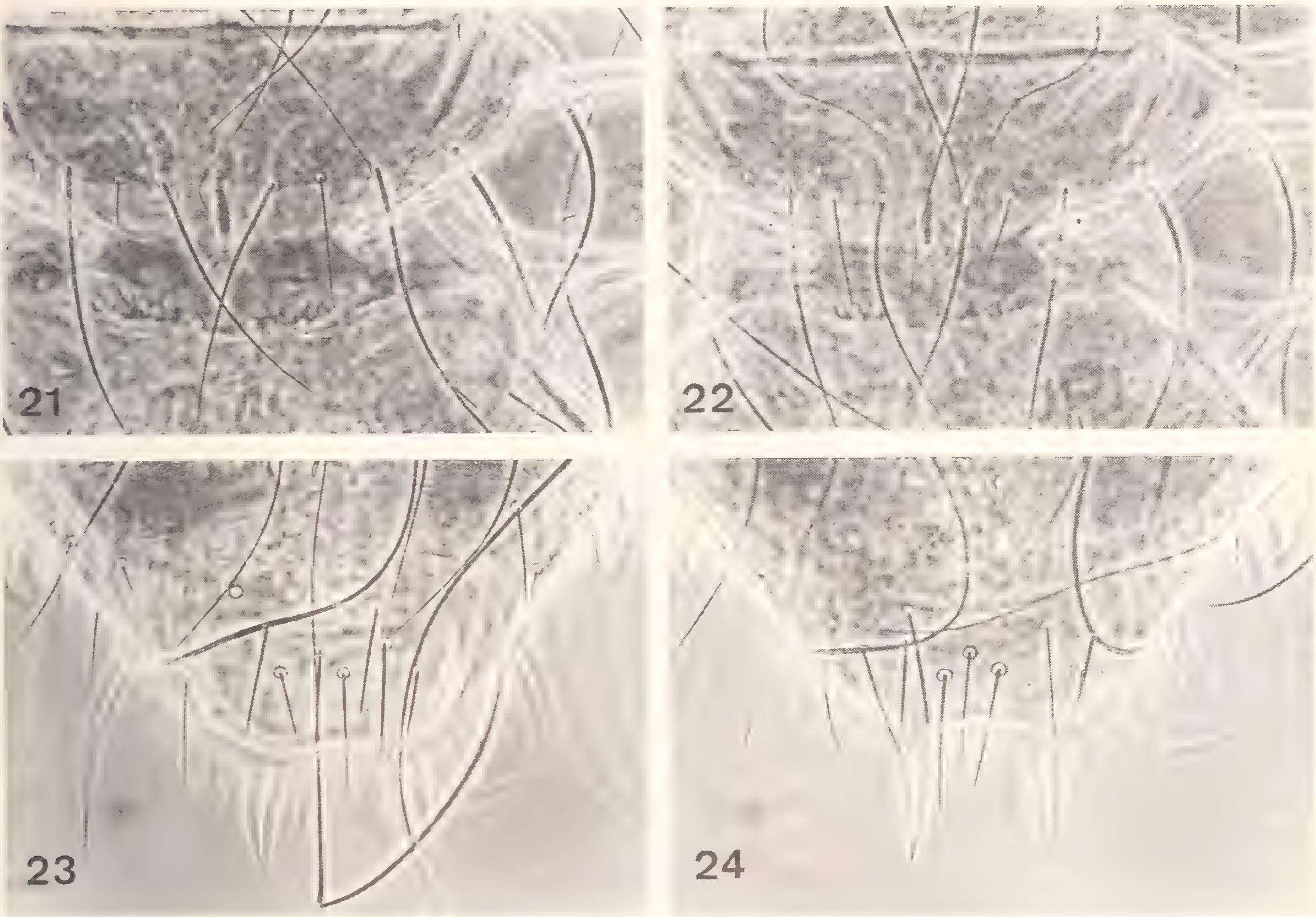
[8]) «Typically 4—6 tergocentral setae on VIII, with lengths varying from all minute through various combinations of minute and longer setae to all elongate.»

D'après Price & Beer (1963) il y a une considérable variation dimensionnelle chez leur «*Colpocephalum zerafae* s. l.», concernant les spécimens de *Falco sparverius*, provenant de l'Alaska, le Canada, les U. S. A. et le Porto Rico, sans indications des sous-espèces des hôtes, lesquels atteignent des dimensions semblables à celles de *C. trichosum* ou de *C. californici*. Pour les spécimens plus grands de *C. trichosum* Harrison, 1916, parasite du Condor, *Vultur gryphus*, de l'Amérique du Sud, les auteurs indiquent, chez les femelles, 0,58—0,61 mm de largeur de la tête et 0,31—0,41 mm de largeur du prothorax; et, chez les mâles, respectivement 0,56 mm et 0,40 mm. L'espèce *C. californici* Price & Beer, 1963, du Condor de la Californie, *Gymnogyps californianus*, a 0,56—0,57 mm de largeur de la tête, chez les femelles, et 0,50—0,53 mm de largeur de la tête et 0,34—0,40 mm de largeur du prothorax, chez les mâles plus grands.

La distribution géographique de *Falco sparverius* comprend la presque totalité des Amériques, depuis l'Arctique jusqu'à la Terre de Feu, selon Peters (1931) avec 23 sous-espèces. Peut-être qu'un examen morphologique plus appronfondi et une statistique analytique plus poussée auraient donné des resultats plus certains quant à la valeur taxonomique des populations considerées par les auteurs comme constituant une espèce sensu lato, désignation qui correspond évidemment à une décision provisoire.

Même si l'on considère à peine les 19 ♀ et 11 ♂ étudiés par Price & Beer sur *Falco sparverius*, c'est à dire si l'on ne tient pas en compte les spécimens obtenus sur les autres espèces de *Falco* et, à plus forte raison, ceux de *l'Accipiter badius*, *Gampsonyx s. swainsoni* Vigors et *Lophaetus occipitalis*, les différences dans les dimensions pourriont correspondre à des degrés de développement différentiel, soit à des simples populations soumises à des actions de groupe (pour les formes plus grandes) ou de masse (pour les plus petites), à des sous-espèces, à des sous-espèces en train de devenir des espèces ("subspecies approaching species status", dans la conception d'Amadon & Short 1976) ou à des espèces indépendantes. Dans une espèce sensu lato dont la distribution des hôtes indiqués surpasse largement celle de *Falco sparverius* et va de l'Alaska à la Terre de Feu et du Canada à l'Inde, l'Australie et la Tasmanie, les défauts de connaissance augmentent et l'incertitude prend la place de la rigueur objective.

Nous ne savons pas non plus si les formes plus grandes signalées par Price & Beer correspondent à certaines sous-espèces des hôtes différents, ni si elles coexistaient indistinctement chez les mêmes populations ou le même individu. La provenance du matériel de *Falco sparverius* étudié recouvre la distribution géographique de *F. s. sparverius*, *F. sparverius paulus*, *F. sparverius phalaena*, *F. sparverius peninsularis* et *F. sparverius loguaculus*. Les auteurs n'indiquant pas ni les sous-espèces des hôtes, ni la provenance des formes plus petites ou plus grandes prélevées sur *F. sparverius* s. l., nous ne savons pas si les différences de dimension étaient de nature écologique ou micro-écologique, par l'hôte, ou chorologique, par le rapport entre les hôtes et l'espace; ni même si les différences dérivaient des facteurs géographiques, s'il y a eu ou non des variations graduelles, disons du nord au sud, ou de l'est à l'ouest. L'avantage de conserver les catégories de sous-espèce parmis les groupes excessivement sous-divisés telles que les oiseaux, c'est de réunir dans une seule espèce des taxa qui étaient auparavant divisés en plusieurs espèces (Amadon & Short), de même quand



Figs. 21—24: *Colpocephalum zerafae* s. str., ♀; Chétotaxie prothoracique (21, 22) et chétotaxie tergale du segment IX (23, 24); spécimens de *Falco jugger* de l'Inde.

nous avons à considérer les rapports entre les hôtes et leurs parasites, soit écologiques soit en ce qui concerne leur évolution parallèle[9]).

Des 10 espèces du genre *Falco* indiquées par Price & Beer comme hôtes de leur «*Colpocephalum zerafae* Ansari s. l.», Peters (1931) énumère 16 sous-espèces pour *F. peregrinus*, 23 pour *F. sparverius*, 4 pour *F. subbuteo*, 2 pour *F. naumanni*, 12 pour *F. tinnunculus*, 1 pour *F. mexicanus*, 11 pour *F. columbarius*, 1 pour *F. amurensis*, 1 pour *F. vespertinus* et 5 pour *F. biarmicus* — soient 76 hôtes potentiels pour une seule espèce de parasite, repartis pratiquement sur le monde entier. Bien plus, restaient encore à étudier les *Colpocephalum* parasites de 24 espèces et nombreuses sous-espèces de *Falco*, respectivement *F. cherrug* (4 sous-espèces), *F. altaicus* (1), *F. rusticolus* (5), *F. subniger* (1), *F. novaeseelandiae* (1), *F. fasciinucha* (1), *F. deuroleucus* (1), *F. albigularis* (2), *F. severus* (3), *F. longipennis* (2), *F. cuvieri* (1), *F. eleonorae* (1), *F. hypoleucus* (1), *F. fuscocaerulescens* (3), *F. chicquera* (3), *F. ardosiaceus* (1), *F. dickinsoni* (1), *F. zoniventris* (1), *F. moluccensis* (3), *F. cenchroides* (1), *F. rupicoloides* (3), *F. newtoni* (2), *F. punctatus* (1), *F. araea* (1) et *F. alopex* (2). De ces espèces nous avons vu des spécimens provenant de *F. cenchroides*, *F. r. rupicoloides* et *F. newtoni*, aves les caractères morphologiques typiques du *Colpocephalum subzerafae* n. sp.

---

[9]) Nous pouvons nous servir comme exemple la distribution géographique du *Columbicola theresae* Ansari, 1955 sur *Oena capensis* (Linné), *Streptopelia senegalensis cambayensis* (Gmelin), *S. senegalensis aegyptiaca* (Latham), *S. s. senegalensis* (Linné), *S. senegalensis thomé* (Bannerman), *S. senegalensis aequatorialis* (Erlanger), *S. capicola tropica* (Reichenow), *S. capicola damarensis* (Hartlaub & Finsch), *S. c. capicola* (Sundevall), *S. tranquebarica humilis* (Temminck), *S. t. tranquebarica* (Hermann), *S. decipiens permista* (Reichenow) et *S. chinensis suratensis* (Gmelin), en Afrique et Asie; et sa substitution, sur *S. chinensis tigrina* (Temminck) et *Geopelia striata maugea* (Temminck), par *Columbicola fulmecki* Eichler, 1942, en Asie méridionale et l'Insulinde (vide Tendeiro, 1960—1979).

Colpocephalum subzerafae exiguum n. subsp.

(fig. 14, 26, carte I)

Holotype: British Museum (Natural History): 1 ♂, sur *Falco biarmicus abyssinicus* (coll. Meinertzhagen, no 18561, Somaliland, février 1949), une lâme avec 6 ♂ et 11 ♀ de *Colpocephalum zerafae* Ansari, s. str.

Description. Sous-expèce plus petite que la forme nominative, ayant, chez le mâle étudié, 1,52 mm de long sur 0,55 mm de large (d'où le nom proposé, du latin *exiguus, -a, -um*, «petit, exigu, de petite taille»).

Mâle: Tête comme chez la sous-espèce nominative, avec 0,31 mm de long sur 0,48 mm de large; indice céphalique, 1,55.

Thorax comme chez la sous-espèce nominative. Prothorax avec 0,32 mm de large. Méso-métathorax large de 0,40 mm, ayant 1 spinule +2—3 soies faibles métanotales de chaque côté.

Abdomen ovale, relativement large, avec 0,93 mm sur 0,55 mm. Plaques tergales (fig. 26) avec 8 soies antérieures aux segments I et VII, 6 au segment II, 12 aux segments III et IV, 13 au segment V, 11 au segment VI et 2 au segment VIII, aussi bien que 7 soies tergo-centrales plus longues au segment I, 10 aux segments II et III, 8 au segment IV, 6 aux segments V et VII, 4 au segment VI et, du moins chez le spécimen étudié, 4 spinules au segment VIII. Appareil copulateur du type *zerafae*.

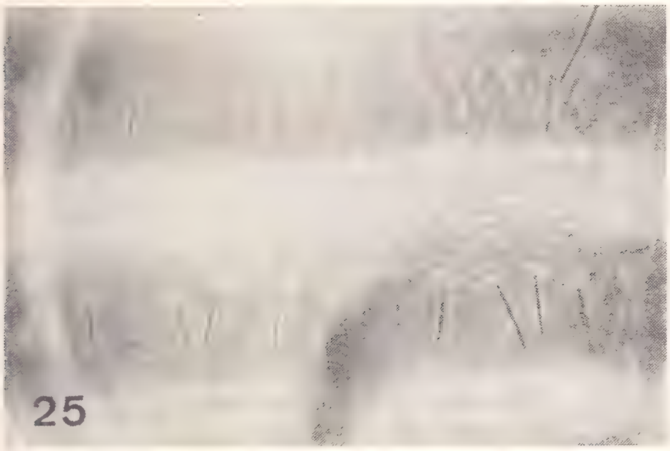
La sous-espèce en étude de distingue de *Colpocephalum s. subzerafae* et, à plus forte raison, de *C. berigorae* n. sp., par ses dimensions plus petites. En outre, les dimensions moindres, la forme différente de l'abdomen et la chétotaxie tergale permettent aisément de la différencier de *C. zerafae*, tel que l'espèce d'Ansari vient d'être redéfinie dans cette revision.

Comme nous l'avons vu, le mâle étudié était mêlé à 6 ♂ et 11 ♀ de *Colpocephalum zerafae*, sur une lâme avec du matériel obtenu d'un *Falco biarmicus abyssinicus*.

Trois hypothèses se posent pour expliquer ce mélange de formes différentes du groupe d'espèces: 1 — la sous-espèce *exiguum* est un parasite spécifique de *Falco biarmicus*, cette spécifité d'hôte s'étendant ou non à d'autres faucons voisins; 2 — son apparition est le résultat d'une transgression parasitaire naturelle à partir d'un autre membre des Falconiformes; ou 3 — elle est due à une contamination post mortem.

Tableau 2: Données morphométriques des 7 mâles de *Colpocephalum* de *Falco biarmicus abyssinicus* identifiés par Price & Beer comme *C. zerafae* s. lat.; 6 de *C. zerafae* (I—IV et VI—VII) et 1 de *C. subzerafae exiguum* (V).

Colpocephalum spp.	I		II		III		IV		V		VI		VII	
♂	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Larg.
Tête	0,33	0,48	0,32	0,46	0,33	0,48	0,33	0,46	0,31	0,48	0,33	0,47	0,33	0,48
Prothorax	—	0,38	—	0,31	—	0,38	—	0,31	—	0,32	—	0,29	—	0,31
Méso-métathorax	—	0,42	—	0,40	—	0,41	—	0,38	—	0,40	—	0,38	—	0,38
Abdomen	0,96	0,52	1,05	0,52	1,10	0,53	1,10	0,49	0,93	0,55	1,12	0,51	1,18	0,52
Longueur totale	1,79		1,70		1,76		1,79		1,52		1,80		1,87	
Indice céphalique	1,45		1,44		1,45		1,39		1,55		1,42		1,45	
Índice corporel	3,44		3,27		3,32		3,65		2,76		3,53		3,60	
Long. totale/ long. tête	5,42		5,31		5,33		5,43		4,90		5,45		5,67	



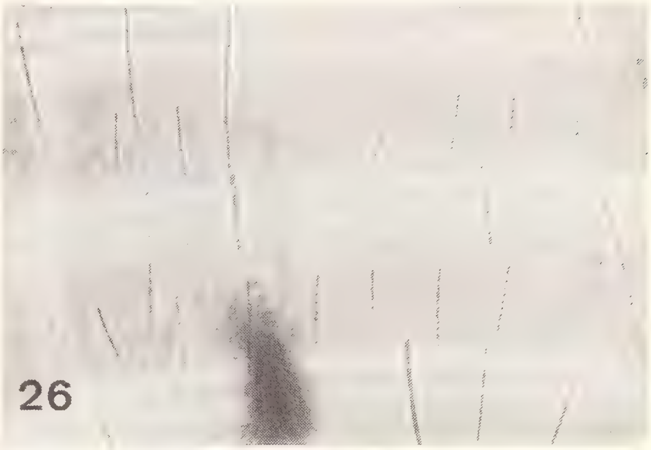


Fig. 25: *Colpocephalum zerafae* s. str., ♂; Tergites VI—VII; spécimen de *Falco biarmicus abyssinicus*. Fig. 26: *Colpocephalum subzerafae exiguum* n. subsp., ♂; Détail des tergites VI—VII, avec 5 soies cassées au VI et 1 au VII.

Il n'y a rien à opposer à la première hypothèse, laquelle confirme la position de *C. zerafae* et *C. subzerafae* comme des espèces différentes vivant ensemble sur un hôte commun. Quant à la deuxième et à la troisième, pour le moment on ne peut pas ni les accepter ni les infirmer, faute de matériel semblable d'autres origines.

Malgré la discordance quant au nombre de spécimens («13 females, 5 males from *F. biarmicus abyssinicus* Neumann from Somaliland», d'après Price & Beer, comme «*Colpocephalum zerafae* Ansari/det. Price 1962») les 11 ♂ et 7 ♀ que nous avons vus, le mâle de la nouvelle sous-espèce *C. subzerafae exiguum* y inclus, sont évidemment les mêmes. [C'est intéressant de noter que la trouvaille de cette sous-espèce fut suscitée en première place par la morphométrie et se doit à la présence d'un mâle plus petit (tableau II, ♂ V) parmi d'autres plus longs de *C. zerafae* (idem, I—IV, VI et VII) montés sur la même lâme, soit un spécimen avec 1,52 mm de long et 0,55 mm de large et d'autres ayant 1,70—1,80 mm sur 0,49—0,53 mm, correspondant aux indices corporels respectifs de 2,76 et 3,27—3,65 et à des rapports long. totale/long. tête de 4,90 et de 5,31—5,67. Après cette observation, la diagnose différentielle fut complétée par l'opposition des caractères significatifs donnés par la forme de l'abdomen, déjà indiquée par l'indice corporel, et par la chétotaxie tergale].

Colpocephalum berigorae n. sp.

(fig. 11, 20, carte I)

Matériel: British Museum (Natural History): 1 ♂ et 3 ♀, sur *Ieracidea berigora tasmanica*, respectivement 1 ♂ et 1 ♀ (coll. R. H. Green, N. E. Tasmanie, 15 août 1971, Brit. Mus. 1972—177), 1 ♀ (coll. G. R. Green, Anthill Ponds, Tasmanie, 2 août 1958 ou 1959, Brit. Mus. 1962—18) et 1 ♀ (coll. R. H. Green, Launceston, Tasmanie, 6 mars 1972, Brit. Mus. 1973—49); 3 ♂ et 2 ♀, sur *I. berigora melvillensis*, respectivement 1 ♂ (coll. J. Calaby, Smith Point, Port Essington, N. T. = Territoire du Nord, Australie, 13 juillet 1965, Brit. Mus. 1971—449) et 2 ♂ et 2 ♀ (mêmes références, 2 août 1965).

Holotype (♂) et allotype (♀), de *l'Ieracidea berigora tasmanica* et paratypes, des deux hôtes, au British Museum (Natural History).

Description. Espèce approchée à *Colpocephalum subzerafae*, mais plus grande, mesurant, chez les mâles étudiés, 1,80—1,95 mm de long (n = 4) sur 0,60—0,67 mm de large; et, chez les femelles, 2,02—2,24 mm (n = 5) sur 0,80—0,84 mm.

Mâle: Tête comme chez *Colpocephalum subzerafae*, avec 0,32—0,35 mm de long (n = 4) sur 0,54—0,59 mm de large; indice céphalique, 1,62—1,69. Région antérieure peu allongée. Deux soies préoculaires fines d'épaisseur moyenne (8 et 10) et 2 allongées (9 et 11). Tempes saillantes, épaisses, arrondies, et peu déjetées en arrière. Bord occipital subconcave.

Thorax comme chez *Colpocephalum subzerafae*. Prothorax avec 0,33—0,39 mm de large (n = 4). Méso-métathorax 0,47—0,49 mm de large.

Abdomen comme chez *Colpocephalum subzerafae*. Tergite VI avec 11—15 soies antérieures et 7 soies tergo-centrales; tergites VI et VII respectivement avec 5—13 soies antérieures et 7 soies ou 6 soies +1 spinule tergo-centrales, et avec 3 soies ou 2 soies +1 spinule antérieures, et 0 soies +4 spinules, 1 soie +3 spinules ou 2 soies +2 spinules tergo-centrales. Soies poststigmatiques, sternites et appareil copulateur comme chez *Colpocephalum subzerafae*.

Femelle: Tête (fig. 11) comme celle du mâle, avec 0,36—0,39 mm de long (n = 5) sur 0,58—0,62 mm de large; indice céphalique, 1,59—1,72.

Thorax comme chez le mâle. Prothorax avec 0,38—0,43 mm de large (n = 5), Méso-métathorax 0,52—0,57 mm de large.

Abdomen ovale, relativement large, avec les segments II—III un peu plus longs. Plaques tergales avec une rangée antérieure des soies subégales, relativement courtes, atteignant ou non la base des soies postérieures, dans un total de 6 soies au segment I, 11 aux segments II et VI, 15 au segment III, 13 aux segments IV—V, 8 au segment VII, 2 (unilatérales chez une ♀) au segment IX, et une rangée de soies tergo-centrales allongées, normalement n'atteignant pas la base de celles du tergite suivant, formée par 4 soies au segment I, 8 aux segments II—VI, 6 au segment VII, et 2 allongées submédianes +2 courtes sublatérales au segment VIII; segment IX avec une rangée de 6 soies postérieures, interrompues et bien séparées dans la région médiane. Soies poststigmatiques allongées sur tous les segments. Sternites avec 4 soies courtes au segment I et deux rangées antérieures irrégulières et une rangée postérieure aux segments II—VI. Ouverture génitale et anus du même type que chez *Colpocephalum subzerafae*.

Les différences de la taille et de la morphologie indiquées dans la description, surtout de la chétotaxie tergale, aussi des mâles que des femelles, distinguent *Colpocephalum berigorae* de *C. s. subzerafae* et de *C. subzerafae exiguum*, desquels il s'approche beaucoup. Sa séparation comme espèce valable — et non comme sous-espèce de *C. zerafae* — est basée surtout sur la sympatrie de ses hôtes avec l'espèce cosmopolite *Falco peregrinus* (Carte IV), qui possède de nombreuses sous-espèces, et avec *F. cenchroides*, de l'Australie et la Tasmanie (Carte V), représentée par la présence simultanée de *Colpocephalum s. subzerafae* et *C. berigorae* dans le Territoire du Nord, Australie.

Le genre *Ieracidea* Gould, 1838 (syn.: *Hieracidea* Gray, 1848 ap. Sharpe 1874) fut créé pour «*Falco berigora* Vigors & Horsfield, 1827», alors espèce type par monotypie. La distinction de *Falco* se fait par les doigts externes et internes, à part des ongles à peu près égales, l'externe étant plus long dans le genre de Linné (ap. Sharpe 1874: 350—351). Dans sa check-list, Peters (1931: «In my opinion a revision based on adequate material would reduce the number of recognizable subspecies to about half (or less) of the number listed here») accepta, provisoirement et avec des réserves,

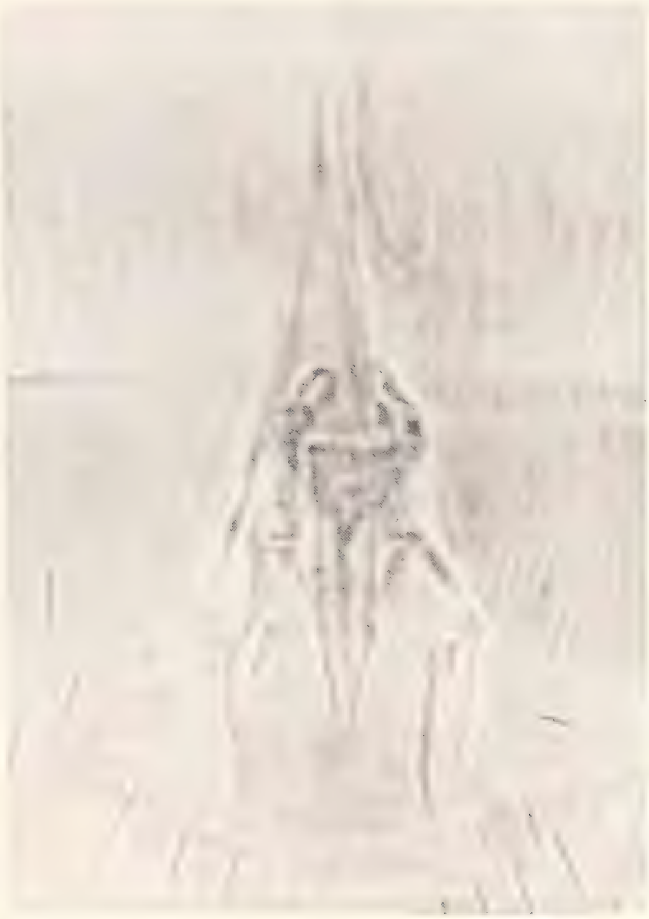


Fig. 27: *Colpocephalum zerafae*, ♂; Appareil copulateur (détail); spécimen de *Falco jugger*.

7 sous-espèces d'*Ieracidea*, toutes de la région australienne. La forme provenant de la Tasmanie correspond à la sous-espèce [?] *I. berigora tasmanica*, tandis que *I. berigora melvillensis* se trouvait au Territoire du Nord, au NW de l'Australie et à l'île Melville. Une autre sous-espèce, *I. berigora novaeguinae*, se recontrerait dans la Nouvelle-Guinée orientale, les Iles Dampier et l'île Vulcan.

Nous n'avons pas eu l'occasion de voir du matériel du groupe *cuvieri* [= *Falco cuvieri* species group — Snow 1978: 113], représenté dans la région australienne par *F. l. longipennis*, et dans les îles de la Petite Sonde, Insulinde, par *F. longipennis hamieli*, groupe d'espèces auquel appartiennent aussi *F. cuvieri*, de la région Ethiopienne, *F. subbuteo*, des régions Paléarctique et Orientale, et *F. severus*, de l'Inde et du Sud-Est Asiatique. Deux ♀, obtenues dans l'Australie, sur l'espèce *Falco cenchroides*, du groupe *tinnunculus* (carte II), ont été identifiées par nous comme *Colpocephalum s. subzerafae*.

Remerciements

Sincères remerciements aux Drs Chris Lyal et Franz Krapp pour la communication du matériel étudié. Nous remercions également à nos collaborateurs: Fernando Melo de Oliveira et Herculano Lavrador Veríssimo, pour le travail photographique de laboratoire; Luis Mesquitela, qui a dessiné les cartes des hôtes et des parasites; Alzira Garrido Baptista, qui s'est occupé de l'étiquetage, la réception et la réexpédition des spécimens; et Vítor Manuel Moreira, qui a dactylographié l'original.

Zusammenfassung

Dieser erste Beitrag zur Kenntnis des Mallophagen-Genus *Colpocephalum* Nitzsch, 1818 (Amblycera, Menoponidae) behandelt zahlreiches Material jener Artengruppe, die von Price und Beer (1963) in ihrer *zerafae*-Gruppe zusammengefaßt wurde. Nach den zitierten Autoren besteht diese Gruppe aus nur einer, wenn auch weitgefaßten Art — *Colpocephalum zerafae* Ansari, 1955 (das Erscheinungsjahr der Erstbeschreibung ist fraglich). Die Grundlage lieferten zwei umfangreiche Sammlungen, u. zw. die des BMNH London und des ZFMK Bonn. Obwohl Price und Beer (1963) kein Material von der Typus-Wirtsart *Falco* (*biarmicus*) *jugger* G. E. Gray gesehen hatten und sich nur auf Material von 10 anderen Wirtsarten stützten, nahmen sie provisorisch („for the present") an, daß auch die *Colpocephalum* dieser Falkenart zu dieser Arten-Gruppe zu zählen seien. Durch die Untersuchung des Materials der Sammlungen in London und Bonn wurde festgestellt, daß man es mit mehreren unterschiedlichen Arten zu tun hat, die durch die Chaetotaxie des Abdomens von ♂ und ♀, sowie die Abdomenform des ♀ zu differenzieren sind. Die Parasiten von *Falco* (*biarmicus*) *jugger* weichen von denen der anderen Wirte ab. Andererseits befinden sich unter dem Material von Price und Beer unter der Bezeichnung *Colpocephalum zerafae* 6 ♂ und 11 ♀ von *Falco* (*biarmicus*) *biarmicus abyssinicus* Neumann, die von Price in einem Mikropräparat aus Somalia bestimmt wurden. Sie sind zur selben Art wie die Parasiten von *F.* (*biarmicus*) *jugger* zu stellen. Im Gegensatz dazu zählen die *Colpocephalum* aller anderen untersuchten Arten zu einer neuen Art, *Colpocephalum subzerafae* n. sp. Außerhalb der Falconidae ist *Butastur teesa* (Franklin), ein Buteoninae, von *C. zerafae* Ansari, sensu stricto, parasitiert. Dies ist vermutlich eine Sekundärinfektion (durch sympatrische Falconidae). Eine dritte Art, *C. berigorae*, steht *C. zerafae* sehr nahe, unterscheidet sich aber durch größere Maße und gewisse morphologische Merkmale. *C. berigorae* ist mit *C. subzerafae* in der Australischen Region sympatrisch. Hier wird sie als Bewohner zweier Falconidae beschrieben: *Ieracidea berigora tasmanica* Mathews von Tasmanien und *I. b. melvillensis* Mathews aus dem Northern Territory, Australien.

Resumo

Como primeira contribuição ao estudo de duas importantes colecções de Malófagos do género *Colpocephalum* Nitzsch, 1818 (Amblycera, Menoponidae) parasitas das Falconiformes, do British Museum (Natural History), Londres, e do Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bona, apresentam-se os resultados das observações de numeroso material incluído por Price e Beer, em 1963, no seu grupo *zerafae*. Segundo os autores, este grupo é constituído por uma única espécie, se bem que encarada em sentido lato, "*C. zerafae* Ansari,? 1955, sen. lat.". Apesar de não terem visto material do hospedeiro típico, *Falco* (super-espécie *biarmicus*) *jugger* G. E. Gray, mas considerando que os espécimes encontrados em 10 outras espécies eran semelhantes, admitiram provisoriamente ("for the present") que os daquele Falcão o seriam igualmente e inclusiam-nos em bloco na espécie de Ansari. Pela observação do material de Londres e de Bona, conclui-se neste trabalho que os espécimes do *F.* (*biarmicus*) *jugger* diferem dos restantes hospedeiros e que se estava perante espécies diferentes, facilmente distinguíveis pelas quetotaxias abdominais do macho e da fêmea e pela forma do abdome da fêmea. Por outro lado, no material estudado por Price & Beer como sendo *Colpocephalum zerafae*, 6 ♂ e 11 ♀, provenientes do *Falco* (*biarmicus*) *biarmicus abyssinicus* Neumann, identificados por Price numa lâmina com material da Somália, eram conspecíficos com os do *Falco* (*biarmicus*) *jugger*, tendo os restantes sido considerados como pertencentes a uma espécie diferente, *Colpocephalum subzerafae* n. sp. Fora dos Falconídeos, o parasitismo de um Accipitrídeo do Afeganistão, *Butastur teesa* (Franklin) (Buteoninae), pelo *C. zerafae* Ansari s. str., teve decerto uma origem corológica. Uma terceira espécie, *C. berigorae* n. sp., muito próxima do *C. subzerafae* mas distinguindose pelas maiores dimensões e por certos caracteres morfológicos e simpátrica com este último na Região Australiana, foi descrita sobre dois Falconídeos, *Ieracidea berigora tasmanica* Mathews e *I. berigora melvillensis* Mathews, respectivamente da Tâsmania e do Território do Norte, Austrália.

Bibliographie

Amadon, D. (1966): The superspecies concept. — Syst. Zool. 15: 244—248.

— (1968): Further remarks on the superspecies concept. — Syst. Zool. 17: 345—346.

— & L. L. Short (1976): Treatment of subspecies approaching species status. — Syst. Zool. 25: 161—167.

Ansari, M. A. R. (1955): Studies on the amblyceran Mallophaga infesting birds in Pakistan. — Proc. 7th Pak. Sci. Conf., Lahore (Sect. Agric.) d): 51—57.

— (1956): Studies on phthirapteran parasites (Mallophaga) infesting birds in the Punjab. — Ind. J. Ent. 17: 394—400.

— (1957): Studies on the amblyceran Mallophaga infesting birds in the Punjab. — Indian J. Ent. 18: 427—459.

Bedford, G. A. H. (1932): A synoptic check-list and host-list of the ectoparasites found on South African Mammalia, Aves, and Reptilia (2nd Ed.). — Rep. Direct. Vet. Serv. Anim. Ind. 18: 223—523.

Brelih, S. & Danica Tovornik (1984): Prispevik k poznavanju tekutov (Mallophaga) Jugoslavie IV. — Biol. Vestn., Ljubljana 12: 121—127.

Brown, in Brown, L., H., E. K. Urban & K. Neuman (1982): The birds of Africa. Vol. 1: Order Falconiformes: 294—478, Londres.

Clay, Th. (1951): Systematic notes on the Piaget collections. Part II. — Ann. Mag. Nat. Hist. (12) 4: 173—182.

— Systematic notes on the Piaget collections. Part III. — Ann. Mag. Nat. Hist. (12) 4: 1159—1168.

— (1961): Mallophaga (Insecta) from West African birds. — Atlantide Rep. (Copenhague), 6: 135—136.

Comission Internationale de Nomenclature Zoologique (1985): Code Internationale de Nomenclature Zoologique, Troisième Édition, adopté par la XXème Assemblée générale de l'Union Internationale des Sciences Biologiques. Londres.

Cramp, S. & K. E. L. Simmons (1982): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa, vol. 2: Hawks to bustards, pp. 5—382, Oxford.

Dowsett, R. J. (1978): Falconidae. In Snow, D. W. (Ed.), pp. 109—119.

Emerson, K. C. (1958): Catalogue of the types in the Snow Entomological Museum. Part II (Mallophaga). — Univ. Kansas Sc. Bull. 39 (12): 507—518.

— (1972): Checklist of the Mallophaga of North America (North of Texas). Part IV, Bird Host List. Dugway, Utah, U. S. A.

— (reçu 1973): "Mallophaga" in McClure, H. E. N. Tatanaworabhan — Some Ectoparasites of the Birds of Asia, s/d, pp. 79—119.

— (1982): A tentative list of Mallophaga for North American birds (North of Mexico). Dugway, Utah, U. S. A.

— (1984): Checklist of the Mallophaga of North America (North of Mexico). Part II, Suborder Amblycera. Dugway, Utah, U. S. A.

Futuyma, D. F. & G. C. Mayer (1980): Non-allopatric speciation in animals. — Syst. Zool. 29: 254—271.

Grossman, M. L. & J. Hamlet (1965): Birds of Prey of the World. London.

Keirans, J. E. (1967): The Mallophaga of New England birds. — Agric. Exper. Stat. Bull. (New Hamshire, U. S. A.), 492: I—XII + 1—179.

Mayer, E. (1978): Animal species and Evolution. Cambridge, Mass., 1963.

— (1978): Origin and history of some terms in Systematic and Evolutionary Biology. — Syst. Zool. 27: 83—88.

Moreau, R. E. (1981): The Palaearctic-African Bird Migration System. Londres & New York, 1972.

Peters, J. L. (1931): Check-List of Birds of the World. I. Cambridge.

Price, R. D. & J. R. Beer (1963): Species of *Colpocephalum* (Mallophaga: Menoponidae) parasitic upon the Falconiformes. — Canad. Ent. 95: 731—763.

— & K. C. Emerson (1966): New synonymies within the bird lice (Mallophaga). — J. Kansas Ent. Soc. 39: 430—433.

— & — (1967): Additional synonymy within the amblyceran bird lice (Mallophaga). — Proc. Ent. Soc. Wash. 69: 248—251.

Rensch, B. (1959): Evolution above the Species Level. London.

Sharpe, R. B. (1874): Catalogue of the Accipitres or Diurnal birds of Prey in the collection of the British Museum (Vol. I of the Catalogue of the birds in the British Museum). London.

Snow, D. W. (Ed.) (1978): An Atlas of Speciation in African Non-Passerine Birds. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Tendeiro, J. (1958): Études sur les Mallophages. Quelques Mallophages du Musée de Dundo (Angola). — Publ. Cult. Comp. Díam. Angola 40: 81—110.

—, M. A. Miranda Restivo & A. Mocci Demartis (1979): Sur trois espèces du genre *Colpocephalum* Nitzsch (Mallophaga, Menoponidae), parasites de Falconiformes de la Sardaigne. — Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne) 8: 29—38.

Prof. Dr. João Tendeiro, Centro de Zoologia, Instituto de Investigação Científica Tropical, Rua de Junqueira, 14, 1300 Lisboa, Portugal.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 103—112	Bonn, August 1988

Agamen aus der Arabischen Republik Jemen

J. P. Fritz & F. Schütte

Abstract. The agamid lizards *Agama sinaita*, *A. adramitana* and *A. yemenensis* were observed and collected in the Yemen Arab Republic in spring 1985. *A. sinaita* was found in wadis of the upper Tihama and Tihama. Some morphological characters show clinal variation. *A. adramitana* is widespread and abundant in the range of the Yemen mountains up to 2300 m, whereas *A. yemenensis* is described from the Yemen highlands (above 2000 m). Morphological and ecological differences of *A. adramitana* and *A. yemenensis* are discussed. The results strongly support the specific distinctness of both taxa.

Key words. Reptilia, Agamidae, *Agama*, distribution, ecology, morphometrics, Yemen Arab Republic.

Einleitung

Aus dem Nordjemen sind bis heute 4 Arten der Gattung *Agama* bekannt: *A. flavimaculata*, *A. sinaita*, *A. adramitana* und *A. yemenensis* (Arnold 1986). Während einer herpetologischen Forschungsreise in dieses Gebiet (Fritz 1985, Schütte 1986, Fritz & Schütte 1987a, 1987b, 1987c) konnten die drei letztgenannten Arten beobachtet und gesammelt werden. Anschließend erfolgte eine morphologische Auswertung am ZFMK in Bonn.

Abkürzungen

BB:	Distanz zwischen vorderem und hinterem Beinpaar; Rumpflänge
Extr.:	Extremwerte
HbL:	Hinterbeinlänge; gemessen vom Kniegelenk bis zur Spitze der längsten Zehe
hint.:	hinten
KBr:	Kopfbreite; gemessen zwischen rechtem und linkem Unterkiefergelenk
KH:	Kopfhöhe; gemessen auf Ohrhöhe
KL:	Kopflänge; gemessen von der Maulspitze bis zum hinteren Rand der Ohröffnung
KRL:	Kopf-Rumpf-Länge; gemessen von der Maulspitze bis zum vorderen Kloakenrand
l.:	links
n:	Anzahl
r.:	rechts
s:	Standardabweichung
SchL:	Schwanzlänge; gemessen vom hinteren Kloakenrand bis zur Schwanzspitze
V. A. E.:	Vereinigte Arabische Emirate
vgl.:	vergleiche
$\bar{x}$:	Durchschnittswert
ZFMK:	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn

Ergebnisse

Agama sinaita Heyden, 1827

Kurzbeschreibung: Diese Agame erreicht nach eigenen Messungen im Nordjemen eine Kopf-Rumpf-Länge von 92 mm bei einer Schwanzlänge von 202 mm. Die hinteren Kopfschuppen sind gegenüber nördlichen Tieren stark vergrößert, ebenso die stark gekielten Schuppen der Extremitäten. Die Zahl der Femoralporen beträgt bei den untersuchten jemenitischen ♂ 2—4, bei der nördlichen Form in der Regel aber 6.

Artverbreitung: Die Art besiedelt in Afrika den Sudan, Ägypten, Südost-Libyen; in Asien große Teile der Arabischen Halbinsel, den Sinai, Israel, Jordanien, Syrien, große Teile Saudi-Arabiens, den Nord- und Südjemen und Oman (Tornier 1905, Werner 1971, Arnold 1980, Welch 1983).

Fundorte und Material (Abb. 1): 5 km südlich Sada (ZFMK 43561); 20 km südlich Sada (ZFMK 43562); 20 km östlich Al Mukka (ZFMK 43563); 58 km südöstlich Bajil (ZFMK 43565, 43566); At Tur (ZFMK 43573—43578); Wadi Mawza (ZFMK 43583, 43585—43587); Taiz (ZFMK 43585). Zum Vergleich wurde Material aus folgenden Ländern benutzt: V. A. E. (ZFMK 29209, 4371); Sudan (ZFMK 2585, 32394, 33799); Jordanien (ZFMK 21028, 21029); Ägypten (ZFMK 20864, 2581, 2582).

Merkmalsvariationen (vgl. Tab. 1): Im Jahre 1827 beschrieb Heyden *A. sinaita* vom Sinai. Tiere aus diesem Gebiet zeichnen sich durch eine schwach entwickelte Kielung an der Beschuppung der Extremitäten aus. Als weiteres Kriterium muß die gröbere Beschuppung an Hinterkopf und an den Gliedmaßen erwähnt werden. Zu dieser Normalform sind die untersuchten Tiere aus Jordanien, Ägypten, Sudan und den Vereinigten Arabischen Emiraten zu rechnen. Arnold (1980) beschreibt diesen Typus außerdem noch für Libyen, Palästina und das nordwestliche Saudi-Arabien. Auch Tiere aus Oman tendieren zu dieser Form (Arnold 1980).

Tornier (1905) beschrieb aus Lahej (Süd-Jemen) *A. neumanni*, die sich im Vergleich zu *A. sinaita* durch das Vorhandensein von nur 4 Präanalporen und durch eine gröbere Beschuppung der Gliedmaßen auszeichnen sollte. Auf Grund von inzwischen bekannten intermediären Formen aus der Gegend von Jeddah synonymisierte Arnold (1980) beide Arten und faßte sie unter dem älteren Namen *A. sinaita* zusammen. Eigene Untersuchungen konnten die dargelegten Unterschiede zwischen beiden Formen bestätigen. Als zusätzliche Merkmale fallen die starke Kielung der Schuppen der Vorder- und Hinterextremitäten und die breitere Kopfform bei den jemenitischen Tieren auf. Dagegen zeigen Kopfhöhe, Kopflänge, relative Hinterbeinlänge und relative Rumpflänge keine signifikanten Unterschiede. Die Anzahl der Subdigitallamellen erscheint bei der jemenitischen Population etwas geringer als bei Tieren aus Jordanien und Ägypten. Diese Tendenz zeigen auch Tiere aus den Emiraten und dem Sudan. Dabei ist anzumerken, daß bei den untersuchten jemenitischen Tieren stets die 3. Zehe länger als die 4. erscheint, während bei Tieren aus dem Sinai-Gebiet umgekehrtes gilt.

Bei allen untersuchten Tieren wird jede Nasenöffnung immer nur von einem Nasale umgeben; beide Nasalia werden in der Regel durch 3 Internasalia getrennt. Auch die Ausbildung der Labialen ist bei nördlicher und südlicher Form im wesentlichen einheitlich. Gleiches gilt für die Zahl der Supraciliar- und Lorealschilde.

Die Vergrößerung der Schuppen im Hinterkopfbereich zeigt sich in einer zahlenmäßigen Abnahme der Schilde zwischen den beiden Supraciliaren. Sie schwankt bei jemenitischen Tieren um einen Mittelwert von 12,12, während dieser bei den Tieren aus Ägypten und Sudan mit 14,67 bzw. 14,0 deutlich erhöht ist. Die Zahl der Präanalporen beträgt bei männlichen jemenitischen Tieren in der Regel 4; weibliche Tiere besitzen dagegen keine oder bilden maximal zwei Poren aus. Männliche Exem-

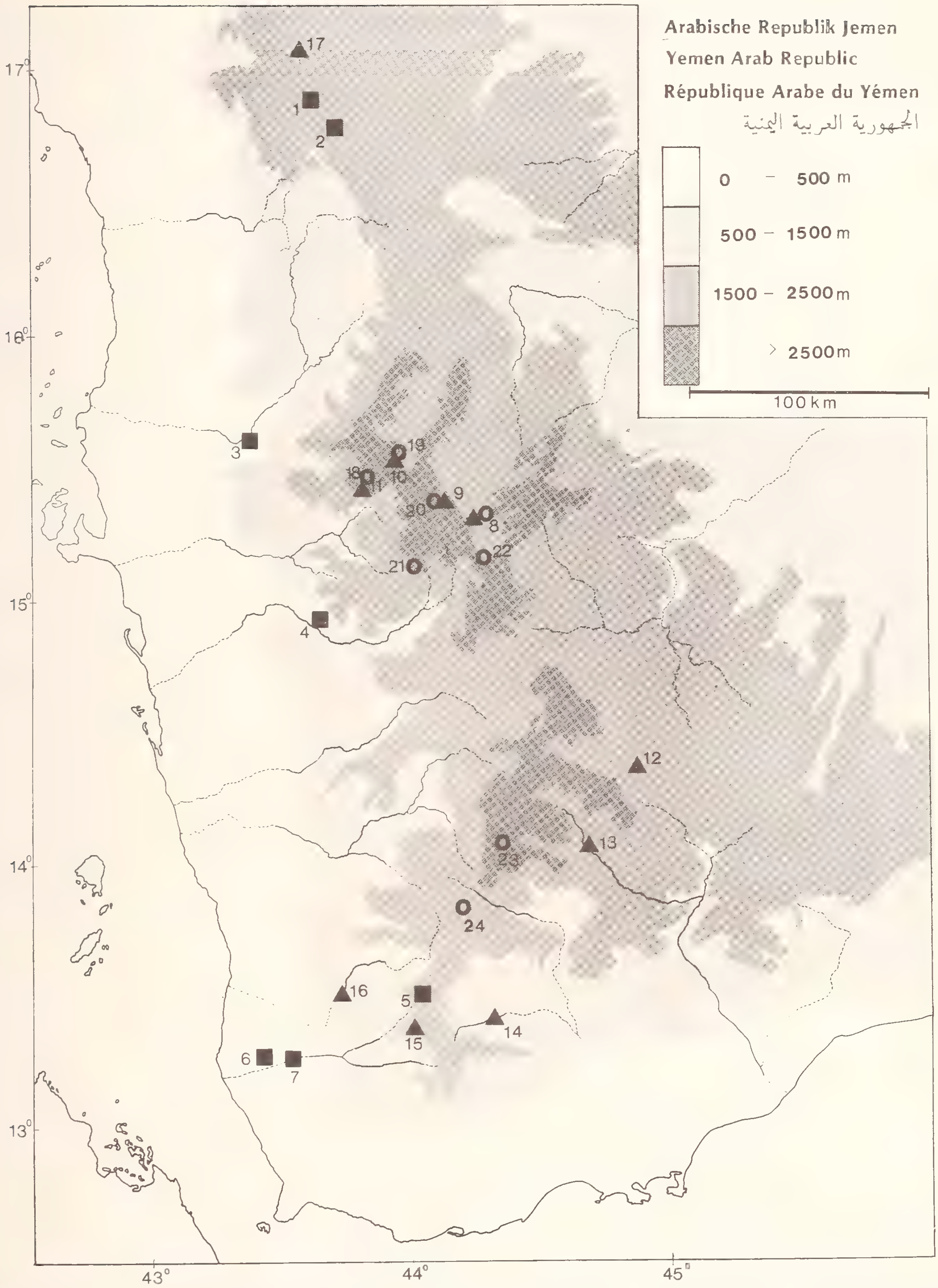

Arabische Republik Jemen
Yemen Arab Republic
République Arabe du Yémen
الجمهورية العربية اليمنية
0 - 500 m
500 - 1500 m
1500 - 2500 m
> 2500 m
100 km
17°
16°
15°
14°
13°
43°
44°
45°
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

Abb. 1: Fundorte von *Agama sinaita*, *A. adramitana* und *A. yemenensis* in der Arabischen Republik Jemen; ■ *A. sinaita*, (1) 5 km südlich Sada (2) 24 km südlich Sada (3) At Tur (4) 58 km südöstlich Bajil (5) Taiz (6) 20 km östl. Al Mukka (7) Wadi Mawza ▲ *A. adramitana*, (8) Sana'a (9) 10 km westlich Shamlan (10) Thula (11) 20 km westlich Shibam (12) Rada (13) Damt (14) Ad Dimnah (15) Oberlauf Wadi Mawza (16) Wadi Rasyan (17) 30 km nordwestlich Sada; **O** *A. yemenensis*, (8) Sana'a (18) 25 km nordwestlich Shibam (19) Shibam (20) 20 km südöstlich Shibam (21) 34 km westlich Sana'a (22) 10 km südlich Sana'a (23) 98 km nördlich Taiz (24) 40 km nördlich Taiz.

plare aus den anderen untersuchten Regionen besitzen 6, weibliche Tiere 4 (—5) Präanalporen. Unterschiede ergeben sich auch beim Auszählen der Dorsalia; ihre Zahl

Tabelle 1: *Agama sinaita*, Merkmalsvariation in verschiedenen arabischen und afrikanischen Populationen.

		Jemen	V. A. E.	Jordanien	Ägypten	Sudan
relative SchL	Extr.	61,11—70,58	61,18	67,55	65,29—67,59	61,69—67,04
(in % der	x̄±s	65,92± 2,93	61,18± 0,00	67,55± 0,00	66,56± 0,96	64,37± 2,67
KRL + SchL)	n	11	1	1	3	2
relative KBr	Extr.	78,74—95,80	77,60—80,76	73,03—83,33	76,73—88,43	71,22
(in % der KL)	x̄±s	86,90± 9,09	79,68± 1,58	78,18± 5,15	80,41± 5,67	71,22± 0,00
	n	15	2	2	3	1
relative KH	Extr.	51,02—88,50	53,27—58,57	56,33—56,74	55,45—72,73	55,56—86,88
(in % der KL)	x̄±s	56,64± 9,09	55,92± 2,65	56,54± 0,20	61,32± 8,07	71,22±15,66
	n	15	2	2	3	2
relative HbL	Extr.	52,38—65,13	56,82—60,69	59,47—64,10	58,21—62,62	45,74—64,44
(in % der KL)	x̄±s	61,80± 5,94	58,76± 1,84	61,78± 2,32	60,18± 1,83	53,39± 8,00
	n	15	2	2	3	2
relative KL	Extr.	19,78—33,21	27,63—27,81	29,18—31,91	28,81—29,88	30,77
(in % der KRL)	x̄±s	29,19± 3,86	27,73± 0,09	30,55± 1,37	29,36± 0,56	30,77± 0,00
	n	15	2	2	3	1
relative Rumpf-	Extr.	38,17—46,30	41,66—44,37	48,51—49,18	39,29—46,90	41,68—43,57
länge (BB) (in %	x̄±s	42,66± 2,28	43,02± 1,35	48,85± 0,33	43,97± 3,21	42,66± 0,77
der KRL)	n	15	2	2	3	3
Subdigitallamellen	Extr.	8—10	10	10—11	10—11	8—10
1. Zehe vorn r.	x̄±s	8,77± 0,80	10,00± 0,00	10,50± 0,50	10,67± 0,47	9,00± 0,82
	n	15	2	2	3	3
Subdigitallamellen	Extr.	9—13	12	11	12—13	12
4. Zehe vorn r.	x̄±s	10,79± 1,08	12,00± 0,00	11,00± 0,00	12,67± 0,47	12,00± 0,00
	n	14	2	2	3	3
Subdigitallamellen	Extr.	10—13	12	11—12	12—13	12—13
1. Zehe hint. r.	x̄±s	10,86± 0,91	12,00± 0,00	11,50± 0,50	12,33± 0,47	12,66± 0,47
	n	15	2	2	3	3
Subdigitallamellen	Extr.	15—19	15—16	15—22	17—20	17—20
4. Zehe hint. r.	x̄±s	17,07± 1,71	15,50± 0,50	18,50± 3,50	18,63± 1,25	18,33± 1,25
	n	15	2	2	3	3
Nasalia	Extr.	1	1	1	1	1
	n	15	2	2	3	3
Internasalia	Extr.	2—5	2—3	3	3	3
	x̄±s	3,07± 0,57	2,50± 0,50	3,00± 0,00	3,00± 0,00	3,00± 0,00
	n	14	2	2	3	3
Supralabialia	Extr.	15—19	17	17—19	17—19	18
rechts	x̄±s	17,31± 1,49	17,00± 0,00	18,00± 1,00	18,33± 0,94	18,00± 0,00
	n	15	2	2	3	3
Sublabialia	Extr.	15—19	16	16—17	16—18	15—18
rechts	x̄±s	16,93± 1,03	16,00± 0,00	16,50± 0,50	17,00± 0,82	16,50± 1,50
	n	15	2	2	3	3
Supra- und Loreal-	Extr.	8—10	8—9	8—9	9—10	9—10
schilde auf	x̄±s	9,29± 0,59	8,50± 0,50	8,50± 0,50	9,33± 0,47	9,50± 0,50
r. Seite	n	15	2	2	3	3
Schilde zw. r.	Extr.	9—15	12—13	11—15	13—16	14
und l. Supra-	x̄±s	12,21± 1,47	12,50± 0,50	13,00± 2,00	14,69± 1,25	14,00± 0,00
ciliarschild	n	15	2	2	3	2
Präanalporen	Extr.	0—5	3—4	4—6	5—6	4
	x̄±s	3,07± 0,53	3,50± 0,50	5,00± 1,00	5,66± 0,47	4,00± 0,00
	n	14	2	2	3	3
Schuppen-	Extr.	101—115	124	125—140	116—139	129
längsreihen	x̄±s	107,38± 4,07	124,00± 0,00	132,50± 7,50	127,50±11,80	129,00± 0,00
(Körpermitte)	n	13	2	2	2	1

liegt bei jemenitischen Tieren zwischen 101 und 115, die anderen Populationen weisen dagegen deutlich höhere Werte aus, z. B. tritt der höchste Wert (125—140) bei Tieren aus Jordanien auf.

In einigen der hier aufgezeigten Merkmalsunterschieden kommt die Existenz einer deutlichen „klinalen Variation" (Mayr 1963) in Nord-Süd-Richtung, die ihr Maximum im Gebiet der beiden Jemen erreicht, zum Ausdruck. Kennzeichnend für diesen Verbreitungstypus ist ein zusammenhängendes Vorkommen (hier entlang der Küstenregion des Roten Meeres) mit einer kontinuierlichen Änderung der Umweltbedingungen (Banarescu & Boscain 1978). So ist die Tag/Nacht-Temperaturdifferenz im nördlichen Saudi-Arabien deutlich ausgeprägt, während sie im Bereich der Tihama-Küstenregion fast vollständig entfällt. Praktisch können somit keine Unterarten gegeneinander abgegrenzt werden.

Ökologie: *A. sinaita* bewohnt im Jemen vorzugsweise die Regionen der Tihama und Gebirgstihama, wobei sie vorwiegend im Bereich der ober- oder unterirdisch fließenden Wadis anzutreffen ist. Somit lebt *A. sinaita* im Jemen auf sandigen oder lehmigen Bodenflächen und den Felsen der Wadiränder. Auf Grund der Wassernähe findet sich hier eine dichte Vegetation aus Euphorbien-Arten, *Adenium obesum*, verschiedenen *Acacia-* und *Jatropha*-Arten. Diese natürliche Deckung dient neben Felsspalten als Rückzugsmöglichkeit. Jungtiere leben oft auf sandigen offenen Stellen in unmittelbarer Wassernähe, die ihnen auch zum Beutefang dienen. Dagegen sind die Adulti mehr auf felsigem Grund anzutreffen; sie sind dort eher als „sit and wait hunters" anzusprechen.

In den frühen Morgenstunden sonnen sich die Tiere, über Mittag sind nur die juvenilen und semiadulten Agamen aktiv, nachmittags können wieder Tiere aller Altersklassen angetroffen werden. Im nördlichen Jemen und in der Gegend um Taiz besiedelt diese Art Gebiete von über 1200 m Höhe. Auch hier ist die Vegetation durch verschiedenen floristische Elemente der Gebirgstihama (z. B. *Adenium obesum*, *Jatropha*) gekennzeichnet.

Agama adramitana (Anderson, 1896)

Kurzbeschreibung: *Agama adramitana* ist die größte im Jemen vorkommende Agamenart. Sie erreicht nach eigenen Messungen eine Kopf-Rumpf-Länge von 148 mm bei einer Schwanzlänge von über 260 mm. Die Dorsalfärbung ist bei ♀ oliv bis braun, bei ♂ ein leuchtendes Blau. Die Ventralseite erscheint verwaschen weißlich bis gelblich, manchmal grau. Der Schwanz ist oberseits braun, bei männlichen Tieren im oberen Drittel auffallend gelb-orange. Er ist deutlich segmentiert, wobei die Wirtel der hinteren Hälfte oberseits aus vier Annuli bestehen. Die Schuppen des Hinterkopfes überlappen dachziegelartig, ebenso die Dorsalschuppen, die zudem eine ausgeprägte Kielung aufweisen. Die Zahl der longitudinalen Schuppenreihen, gezählt in der Rumpfmitte, liegt zwischen 110 und 142. Weibliche und männliche Tiere besitzen 4—8 Präanalporen, die bereits bei juvenilen Tieren deutlich erkennbar sind.

Artverbreitung: Die Art ist aus dem Nord-Jemen und dem Süd-Jemen (Hadramaut) bekannt (Schmidt 1953, Klausewitz 1954, Peters 1982). Arnold (1980) beschreibt *A. adramitana* auch aus dem südwestlichen Saudi-Arabien (Taif) und auch aus Dhofar (Oman).

Tabelle 2: Vergleich verschiedener Beschuppungsmerkmale und Körpermaße von *Agama adramitana* und *A. yemenensis*.

		A. adramitana	*A. yemenensis*
größte KRL (mm)		148	112
relative SchL (in % der KRL + SchL)	Extr.	63,92—70,42	52,97—57,63
	x̄±s	66,92± 2,68	55,64± 3,82
	n	19	7
relative KBr (in % der KL)	Extr.	70,42—100,00	74,62—92,59
	x̄±s	79,10±14,55	81,15± 5,12
	n	25	9
relative KH (in % der KL)	Extr.	37,88—58,83	44,05—59,17
	x̄±s	53,99± 8,76	48,09± 4,38
	n	25	9
relative HbL (in % der KRL)	Extr.	50,76—69,44	48,46—49,26
	x̄±s	57,91± 6,18	44,98± 3,66
	n	23	9
relative KL (in % der KRL)	Extr.	18,00—36,63	24,39—28,81
	x̄±s	27,98± 3,76	26,03± 1,39
	n	25	9
relative Rumpflänge (BB, in % der KRL)	Extr.	38,61—50,00	46,51—55,56
	x̄±s	45,55± 3,38	59,56± 3,06
	n	25	9
Subdigitallamellen 1. Zehe vorn r.	Extr.	9—13	9—12
	x̄±s	11,76± 1,01	11,22± 1,03
	n	25	9
Subdigitallamellen 4. Zehe vorn r.	Extr.	18—23	15—21
	x̄±s	21,08± 1,13	19,11± 1,66
	n	25	9
Subdigitallamellen 1. Zehe hint. r.	Extr.	11—16	12—14
	x̄±s	13,05± 1,26	12,78± 0,79
	n	25	9
Subdigitallamellen 4. Zehe hint. r.	Extr.	16—29	20—24
	x̄±s	25,09± 3,23	23,67± 1,63
	n	25	9
Nasalia	Extr.	1	1—2
	x̄±s	1,00± 0,00	1,11± 0,31
	n	25	9
Internasalia	Extr.	1—10	5—9
	x̄±s	7,32± 2,16	7,22± 1,23
	n	25	9
Supralabialia	Extr.	13—17	13—17
	x̄±s	15,39± 1,24	15,78± 1,23
	n	25	9
Sublabialia	Extr.	12—17	13—16
	x̄±s	15,03± 1,40	15,22± 1,03
	n	25	9
Supra- und Lorealschilde auf r. Seite	Extr.	9—14	9—11
	x̄±s	10,09± 0,80	10,11± 0,57
	n	25	9
Schilde zw. r. und l. Supraciliarschild	Extr.	3—21	14—19
	x̄±s	16,30± 2,39	16,56± 1,64
	n	25	9
Präanalporen	Extr.	4—8	8—10
	x̄±s	6,50± 1,20	9,03± 1,62
	n	24	4
Schuppenlängenreihen um Körpermitte	Extr.	110—142	168—174
	x̄±s	123,55± 9,05	172,67± 3,25
	n	22	7

Fundorte und Material (vgl. Abb. 1): Sana'a (ZFMK 43533); Damt (ZFMK 43544, 43582); Ad Dimnah (ZFMK 43545—43555, 43576, 43571, 43580, 43581, drei Präparate ohne ZFMK-Nr. und diverse lebende Tiere); Oberlauf Wadi Mawza (ZFMK 43557—43560, 43597); Wadi Rasyan, 17 km südwestlich Hadjah (ZFMK 43667); Beobachtungen: 10 km westlich Shamlan; Thula; 20 km westlich Shibam; 30 km nordwestlich Sada; Rada (lebende Tiere).

Merkmalsvariation (vgl. Tab. 2): Das größte untersuchte Tier (ZFMK 43667) erreicht eine KRL von 148 mm, der Schwanz ist regeneriert. Bei einer KRL von 140 mm liegt die größte gemessene Schwanzlänge bei 258 mm. Der Anteil des Schwanzes an der Gesamtlänge beträgt im Mittel aller untersuchten Exemplare 66,82 %. Der Anteil der relativen Kopfbreite liegt bei 79,1 % der Kopflänge, der der relativen Kopfhöhe bei 54 %. Die Hinterbeinlänge erreicht 57,91 % der KRL. Von der KRL entfallen im Mittel 27,98 % auf den Kopf und 45,55 % auf den Rumpf. Unter der ersten Zehe des Vorderfußes findet man 9—13, unter der vierten Zehe 18—23 Subdigitallamellen. Am Hinterfuß trägt die erste Zehe 11—16, die vierte Zehe 18—29 Lamellen. Ein Nasalschild umfaßt die Nasenöffnung; 4—10 (sehr selten nur ein) Internasalschilde sind ausgebildet. Der Mund wird seitlich von 13—17 Supralabialen und 12—17 Sublabialen umgeben. Die Zahl der Loreal- und Supraocularschilde liegt zwischen 9—11. Rechtes und linkes Supraocularschild werden von 13—21 Kopfschilden getrennt. Bei allen untersuchten Tieren, einschließlich der Jungtiere, findet man 4—8 Präanalporen. Die Zahl der longitudinalen Schuppenreihen beträgt 110—142.

Ökologie: *Agama adramitana* wurde in Höhen zwischen 500 m und 2400 m angetroffen. Die Art besiedelt in der Gegend von Sana'a felsige Biotope und Legesteinmauern. Sie meidet aber auch menschliche Bauwerke nicht, so fanden wir eine größere Population an der Stadtmauer von Thula. Einzelne Tiere hielten sich in Höhen von mehr als 3 m über dem Boden auf, während benachbarte Populationen auf ebener Fläche an vereinzelten größeren Felsbrocken vorkamen. In der Umgebung von Taiz (Wadi Mawza) war die Art auch in Euphorbien-Dickichten bzw. Wurzelbereich von Bäumen anzutreffen. Verschiedentlich (bei Ad Dimnah) konnten wir Tiere beobachten, die bei Annäherung auf Palmen oder Akazien flüchteten. Die Art besiedelt neben aridem Gelände auch die unmittelbare Wassernähe. Bei Ad Dimnah lagen die bevorzugten Sonnenplätze auf großen Felsstücken mitten im wasserführenden Flußbett. Jungtiere bilden oft größere Kolonien, so bewohnten nahe Taiz 6 juvenile Tiere einen umgestürzten Palmenstamm von ca. 1,5 m Länge.

Beobachtungen bei Ad Dimnah zeigen aber auch, daß sowohl männliche wie auch weibliche Adulti Jungtiere in ihrer unmittelbaren Nähe dulden. So wurden einige Male bis zu drei Jungtiere auf dem Rücken eines erwachsenen ♂ beobachtet. Im Februar sonnen sich die ersten Tiere morgens ab 7.30 Uhr Ortszeit, nachmittags, nach 18.00 Uhr, sind nur noch vereinzelt Jungtiere aktiv. Adulte Tiere dieser Art wurden immer nur einzeln beobachtet. Sie scheinen Reviere zu bilden, worauf auch die bei beiden Geschlechtern ausgebildeten Präanalporen hindeuten.

Agama yemenensis (Klausewitz, 1954)

Kurzbeschreibung: *Agama yemenensis* ist eine mittelgroße Agamenart mit flachem Kopf, die nach eigenen Messungen eine maximale Kopf-Rumpf-Länge von 112 mm erreicht. Die beiden Nasalia werden durch 5—8 Internasalia voneinander getrennt. Die Zahl der Supralabialen schwankt zwischen 15—17, nur selten findet man 13. Die Anzahl der Sublabialen liegt zwischen 13 und 16. Die Grundfärbung ist bei männlichen Tieren ein leuchtendes Blau, bei weiblichen ein bräunlicher Ton mit zahlreichen hellbraunen, gelblichen oder grauen Flecken auf Rücken und Flanken. Die nur schwach schindelförmigen großen Schuppen der Vertebralzone gehen kontinuierlich in die kleineren des Lateralbereiches über. Die Zahl der Longitudinalschuppenreihen um die Körpermitte beträgt 168—179. Die Schuppen des Vorderbeins sind meist nur schwach oder nicht gekielt. Der Schwanz ist deutlich segmentiert, wobei die einzelnen Abschnitte der hinteren Hälfte oberseits aus je drei Annuli bestehen.

Artverbreitung: Die Art ist bisher nur aus dem Nord-Jemen und der Region um Taif in Saudi-Arabien bekannt (Arnold 1980).

Fundorte (vgl. Abb. 1) und Material: Shibam (ZFMK 43538, 43539); 34 km westlich Sana'a (ZFMK 43556); 10 km südlich Sana'a (ZFMK 43540, 43541); 98 km nördlich Taiz (ZFMK 43542); 40 km nördlich Taiz (ZFMK 43543); 25 km nordwestlich Shibam (Beobachtung); 20 km nordöstlich Shibam (noch nicht katalogisierte Exemplare, sowie mehrere lebende Tiere); Sana'a, Stadtmitte (ein noch nicht katalogisiertes Exemplar).

Merkmalsvariation (vgl. Tab. 2): Das größte untersuchte Tier weist eine KRL von 112 mm auf. Bei einem Teil der Tiere sind die Schwänze infolge Verletzungen regeneriert bzw. beschädigt, so daß sich die Auswertung dieses Merkmals auf nur wenige Exemplare beschränken muß. Der Quotient aus KRL und SchL zeigt jedoch deutlich den größeren Anteil des Schwanzes an der Gesamtlänge. Die Distanz zwischen Vorder- und Hinterbein ist durchschnittlich etwa halb so lang wie die KRL. Die HbL ist im Durchschnitt 2,23mal kleiner als die KRL. Der Anteil der KL an der KRL beträgt etwa 25 %. Der Kopf ist etwa doppelt so lang wie hoch und 1,24mal so lang wie breit. Die Zahl der Subdigitallamellen unter der ersten Zehe des Vorderfußes liegt zwischen 9 und 12, die der vierten Zehe zwischen 15 und 20. Die entsprechenden Werte für den Hinterfuß betragen 12—14 bzw. 20—26. Die Nasenöffnungen werden meist von nur einem Nasale umgeben, sehr selten von zweien; die Trennung der beiden Nasalschilde erfolgt dabei durch 5—9 Internasalia. Die Mundöffnung wird je Seite von 15—17 Supralabialen und 14—16 Sublabialen begrenzt, selten werden 13 Sub- oder Supralabiale gefunden. Die Durchschnittswerte betragen für die oberen Labiale 15,78, für die unteren 15,22. Zwischen den beiden hinteren Supraciliarschilden zählt man 14—19 Kopfschilde, vom Nasale bis einschließlich des letzten Supraciliarschildes 9 bis 11. Männliche Tiere besitzen 8—10 Präanalporen, weibliche in der Regel keine, gelegentlich aber 4 oder 8 dieser Sekretdrüsen.

Ökologie: *A. yemenensis* besiedelt Felsen, verlassene Steinhäuser, Legesteinmauern, Spalten von Straßenbrücken und ähnliche Biotope. Bieten größere einzelliegende Felsstücke keine natürlichen Rückzugsmöglichkeiten, so gräbt die Agame unter diesen ein System von Gängen mit mehreren Ein- bzw. Ausgängen. Auffällig ist, daß die Art nur in Höhen oberhalb 2000 m anzutreffen ist, also eine ausgesprochene Hochgebirgsform darstellt. Die Tiere leben entweder einzeln oder aber paarweise zusammen. Größere Gruppen, die ein gemeinsames Territorium bewohnen, konnten wir nie beobachten. Männchen bilden Reviere, Juvenile, Semiadulte und ein Weibchen werden jedoch im Gebiet geduldet. Weibliche Agamen besitzen in der Regel kein eigenes Territorium, wofür auch die Tatsache spricht, daß ihnen meistens Präanalporen zur Reviermarkierung fehlen. Im März war ein Teil der gefangenen Weibchen trächtig. Im April und Mai erfolgte die Eiablage im Terrarium des ZFMK Bonn. Die einzelnen Gelege bestanden aus 4—6 Eiern.

Agama adramitana — *Agama yemenensis* — Versuch einer Abgrenzung beider Arten (vgl. Tab. 2)

In einigen Gebieten des Jemen (z. B. Shamlan, 20 km westlich Shibam) kommen *A. adramitana* und *A. yemenensis* sympatrisch vor. Es ist anzunehmen, daß weibliche *A. adramitana* ihren Geschlechtspartner an dem im Vergleich zu *A. yemenensis* kräftigeren Habitus, der größeren Kopf-Schwanzlänge und der im oberen Drittel extrem auffälligen gelb-orangen Schwanzfärbung erkennen. Dieser Körperbereich erscheint bei *A. yemenensis* farblich wesentlich schwächer abgesetzt. Auffällige Verhaltensunterschiede waren bisher nicht festzustellen, doch ist es für eine endgültige Aussage hierüber noch zu früh, weitere Beobachtungen bleiben abzuwarten. Ebenso muß die Frage nach den Unterschieden in den Sekreten der Präanalporen, die der Reviermarkierung dienen, vorläufig unbeantwortet bleiben. Unklar bleibt weiterhin auch die taxonomische und verwandtschaftliche Beziehung beider Arten zum afrikanischen *Agama cyanogaster*-Kreis. So stellte Klausewitz (1954) beide Taxa als Subspecies zu dieser Art, während Untersuchungen von Arnold (1980) und Peters (1982) zeigten, daß es sich bei beiden Formen um gute Arten handelt. Beide Autoren führten weiterhin aus, daß sich *A. adramitana* und *A. yemenensis* in einer Reihe von Merkmalen unterscheiden. Ein Befund, der durch diese Arbeit weitgehend bestätigt und ergänzt werden konnte. Eine Gegenüberstellung beider Arten zeigt einige deutliche Unterschiede auf:

1. Männchen von *A. adramitana* werden wesentlich größer als solche von *A. yemenensis* (eigene Werte: 148 mm/112 mm, Arnold (1980): 150 mm/130 mm).
2. Der Anteil des Schwanzes an der Gesamtlänge beträgt bei *A. adramitana* ca. 67 %, bei *A. yemenensis* nur ca. 56 %.
3. In der hinteren Hälfte des Schwanzes bilden bei *A. adramitana* je 4 Annuli, bei *A. yemenensis* je 3 Annuli einen Wirtel.
4. Die KBr ist im Vergleich zur KL der beiden Arten etwa gleich, während die relative KH bei *A. adramitana* um 5 % über dem Mittelwert von *A. yemenensis* liegt.
5. Die Hinterbeine sind bei *A. adramitana* im Verhältnis zur KRL in der Regel deutlich länger als bei *A. yemenensis* (57,91 % bzw. 44,98 %).
6. Während der Anteil des Kopfes an der KRL bei beiden Species etwa gleich ist, beträgt die Rumpflänge bei *A. adramitana* 45,56 % und bei *A. yemenensis* 50,56 % im Mittel.
7. Die Zahl der Subdigitallamellen ist bei *A. adramitana* größer als bei *A. yemenensis*.
8. Alle untersuchten *A. adramitana* Exemplare besaßen 4—8 Präanalporen. Bei *A. yemenensis* waren (im Gegensatz zu Arnold) nur bei ♂ deutlich abgrenzbare Präanalporen ausgebildet, deren Zahl zwischen 8—10 liegt.
9. Ein gutes Unterscheidungskriterium, besonders bei Jungtieren, deren Klassifizierung bisher Schwierigkeiten bereitete (Arnold 1980 „Although some juveniles are hard to identify"), liegt in der Anzahl der longitudinalen Schuppenreihen um die Rumpfmitte. Sie beträgt bei *A. adramitana* zwischen 110 und 142, bei *A. yemenensis* ist sie mit 168—179 wesentlich höher.
10. Ökologisch ist *A. adramitana* als Gebirgsform und *A. yemenensis* als Hochgebirgsform anzusprechen.

In den untersuchten Kopfmerkmalen (Nasalia, Internasalia, Labialia, Schuppen zwischen rechtem und linkem Supraciliarschild, Schuppen zwischen dem 1. Lorealschild und dem hinteren Supraciliarschild) zeigen keine großen Unterschiede.

Danksagung

Wir danken Herrn Dr. W. Böhme, Bonn, für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Frau Dipl.-Biol. B. Fritz, Stuttgart, für ihre verständnisvolle Unterstützung.

Zusammenfassung

Während einer herpetologischen Forschungsreise in die Arabische Republik Jemen konnten *Agama sinaita*, *A. adramitana* und *A. yemenensis* beobachtet und gesammelt werden. *A. sinaita* besiedelt im Jemen die Wadis im Bereich von Gebirgs- und Küstentihama. Einige Merkmale zeigen klinale Variation in Nord-Süd-Richtung. *A. adramitana* bevorzugt die jemenitischen Gebirge bis etwa 2300 m als Lebensraum, während *A. yemenensis* als ausgesprochene Hochgebirgsform erst ab etwa 2000 m vorkommt. Beide Formen unterscheiden sich in einer Reihe von morphologischen Merkmalen und sind als gute Arten aufzufassen.

Schriften

Anderson, J. (1896): A contribution to the herpetology of Arabia. — Porter, London.
Arnold, E. N. (1980): The Reptiles and Amphibians of Dhofar, Southern Arabia. — J. Oman Stud. Spec. Rep. 2: 273—332.
— (1986): A key and annotated check list to the lizards and amphisbaenians of Arabia. — Fauna of Saudi Arabia 8: 385—435.
Banarescu, P. & N. Boscain (1978): Biogeographie. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
Fritz, J. P. (1985): Zur Kenntnis der Reptilienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit, Universität Hohenheim, unveröffentlicht.
— & F. Schütte (1987a): Zur Biologie jemenitischer *Chamaeleo calyptratus* Duméril und Duméril 1851, mit einigen Anmerkungen zum systematischen Status. — Salamandra 23 (1): 17—25.
— & — (1987b): Geckos der Gattung *Pristurus* Rüppell 1835, aus der Arabischen Republik Jemen. — Bonn. zool. Beitr. 38 (1): 47—57.
— & —(1987c): Geckos der Gattungen *Ptyodactylus* und *Hemidactylus* aus der Arabischen Republik Jemen. — Bonn. zool. Beitr. 38 (2): 47—57.
Heyden, G. H. G. von (1827): In W. Rüppell, Atlas zu der Reise im nördlichen Afrika von E. Rüppell: Zoologie: 1—24, Frankfurt.
Klausewitz, W. von (1954): Eidonomische Untersuchungen über die Rassenkreise *Agama cyanogaster* und *Agama atricollis*. — Senck. biol. 35: 137—146.
Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. — Harvard Univers. Press, Cambridge (Massachusetts).
Peters, G. (1982): Eine neue Wirtelschwanzagame aus Ostafrika (Agamidae: *Agama*). — Mitt. zool. Mus. Berlin 58 (2): 265—268.
Schmidt, K. P. (1953): Amphibians and reptiles of Yemen. — Fieldiana Zool. 34 (24): 253—261.
Schütte, F. (1986): Zur Kenntnis der Amphibienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit, Universität Hohenheim, unveröffentlicht.
Tornier, G. (1905): Schildkröten und Eidechsen aus Nordost-Afrika und Arabien. — Zool. Jb. (Syst. Geog. Tiere) 22: 365—388.
Welch, K. R. G. (1983): Herpetology of Europe and Southwest Asia. — Malabar, Florida.
Werner, Y. L. (1971): Lizards and snakes from Transjordan, recently acquired by the British Museum (Natural History). — BM (N. H.) Zool. London 21 (6): 213—256.

J. P. Fritz, Waldbrunnenstr. 6, 7000 Stuttgart 70; F. Schütte, Siebengebirgsweg 16, 5480 Remagen 2.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 113—128	Bonn, August 1988

Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes

I. Doadrio

Abstract. In the present study a regionalitation of the Iberian Peninsula has been done on the basis of freshwater fish distributions. Their dispersion is evaluated and several methods, till now only used in taxonomy, are employed. Two main regions are defined: the northern Iberian region, constituted by the basins of the Ebro river, Cantabrian watershed, Catalonia and the Cenia; and the southern Iberian region that includes the other hydrographic basins in the Iberian Peninsula. Other subregions inside these main regions are defined. This hypothesis has been contrasted with freshwater fish phylogeny and paleogeographic knowledge of the Iberian Peninsula.

Key words. Biogeography, Iberian Peninsula, freshwater fishes, Cyprinidae, Cobitidae, Homalopteridae, chorology.

Introduction

Delimitation of areas is considered important for scientific historical biogeography because it facilitates comparison of relationships between areas using paleogeographic and evolutionary data, such as phylogeny of the organisms that inhabit them.

An attempt has been made to study and define areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fish distributions. Most authors (Arevalo, 1929; Lozano, 1952; Illies, 1978) have not considered the different types of dispersion of the fish groups constituting the Iberian ichthyofauna.

Method

A two-part method was employed: descriptive (chorology) and interpretative biogeography.

Descriptive method

The distribution of the 25 Cyprinidae, Cobitidae and Homalopteridae family taxa known in the Iberian Peninsula was analyzed (Doadrio, 1981; Doadrio et al., 1980; personal unpublished data) (see table 1). The *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca* and *Gobio* genera were excluded because they are assumed to have been artificially introduced.

The present distribution of *Phoxinus phoxinus* L. was included, except for the Duero river basin where the species has been recently introduced.

59 hydrographic basins were studied, but only 44 figure in the results because 15 had identical fauna to basins already included. They are Deva = Lastras; Miera = Pas, Nansa, Cares, Sella, Narcea and Navia; Eo = Masma, Oro, Sor, Eume, and Donas; Limia = Cave and Ave; Barbate = Guadalete. In the absence of precise theoretical criteria, the hydrographic basins Blondel (1979) describes by region, were used to define operative biogeographic units (OBU sensu Sanchiz, 1981). The use of hydrographic basins is fairly objective since they have welldefined geographical limits which fluvial fish rarely leave under natural circumstances. Moreover, this type of geographic entity has a historical basis; in the Iberian Peninsula, the hydrographic basins remained separated because no canals connected them, as occurs in other European countries.

Two of the largest basins in the Iberian Peninsula were divided into sections on the basis of faunistic differences, corroborating to a certain degree the identity of the fluvial basins as OBUS. The Tajo River was divided into two sections corresponding to the tributaries on its right and left banks. Three sections were established in the Duero river: the Duero in Portugal, from the mouth to the Spanish border; south-east of the Duero, between the Spanish border and the City of Zamora; and the rest of the fluvial basin.

True distribution of the organisms was modified by maximally reducing apochories. The use whenever possible, of the species areas of origin was considered appropriate. Likewise, plesiochories were sought using the methods proposed by Sanchiz (1981).

Interpretative methodology

The areas were phenetically delimited by faunistic similarities and their connections were evaluated by applying the vicariate method first proposed by Croizat (1958) and Croizat et al. (1974) and later used by Platnick (1976) and Rosen (1975, 1978). Cladograms were made to facilitate calculation of relations between zones. This calculation was done by applying methods usually used for phylogenetic evaluation, such as the Camin-Sokal parsimony method and the Dollo and Wagner methods.

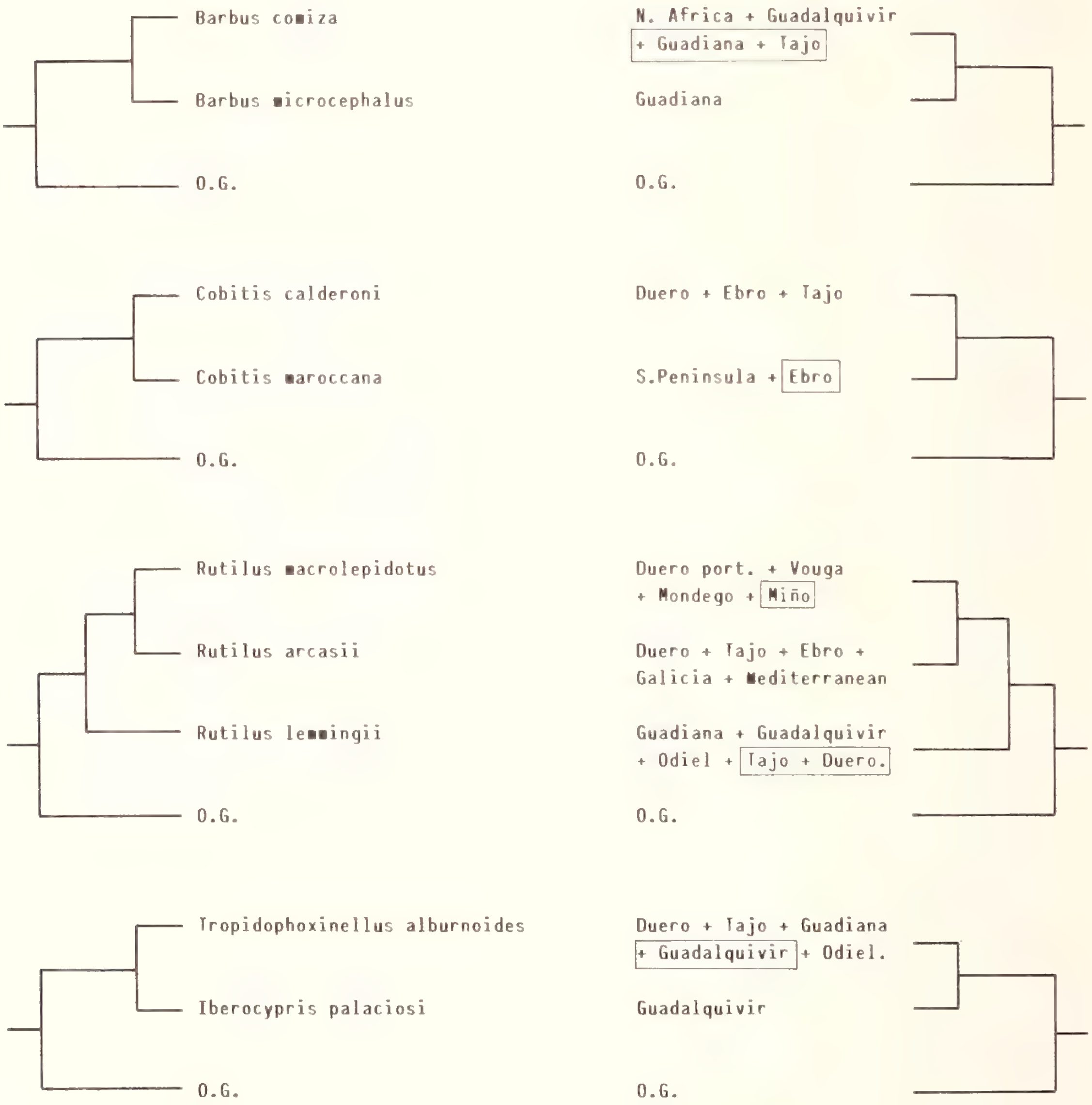

Barbus comiza
Barbus microcephalus
O.G.
N. Africa + Guadalquivir
+ Guadiana + Tajo
Guadiana
O.G.
Cobitis calderoni
Cobitis maroccana
O.G.
Duero + Ebro + Tajo
S.Peninsula + Ebro
O.G.
Rutilus macrolepidotus
Rutilus arcasii
Rutilus lemmingii
O.G.
Duero port. + Vouga
+ Mondego + Miño
Duero + Tajo + Ebro +
Galicia + Mediterranean
Guadiana + Guadalquivir
+ Odiel + Tajo + Duero.
O.G.
Tropidophoxinellus alburnoides
Iberocypris palaciosi
O.G.
Duero + Tajo + Guadiana
+ Guadalquivir + Odiel.
Guadalquivir
O.G.

Fig. 1: Reduction of apochories after Sanchiz (1981). A = Hypothesis of relationships between the different taxa. B = Real distributions. Encircled areas have been dropped by apochoric reduction. O. G. = Outgroup.

Results

Descriptive biogeography

The real areas occupied by the freshwater fish taxa studied can be seen in table 1.

These areas were modified following the criteria of Sanchiz (1981): Sympatry with the sister group (see figure 1).

The transformed distributions of the 25 taxa studied are shown in table 2.

Interpretative biogeography

Camin-Sokal Method

For modern taxa distributions (fig. 2)

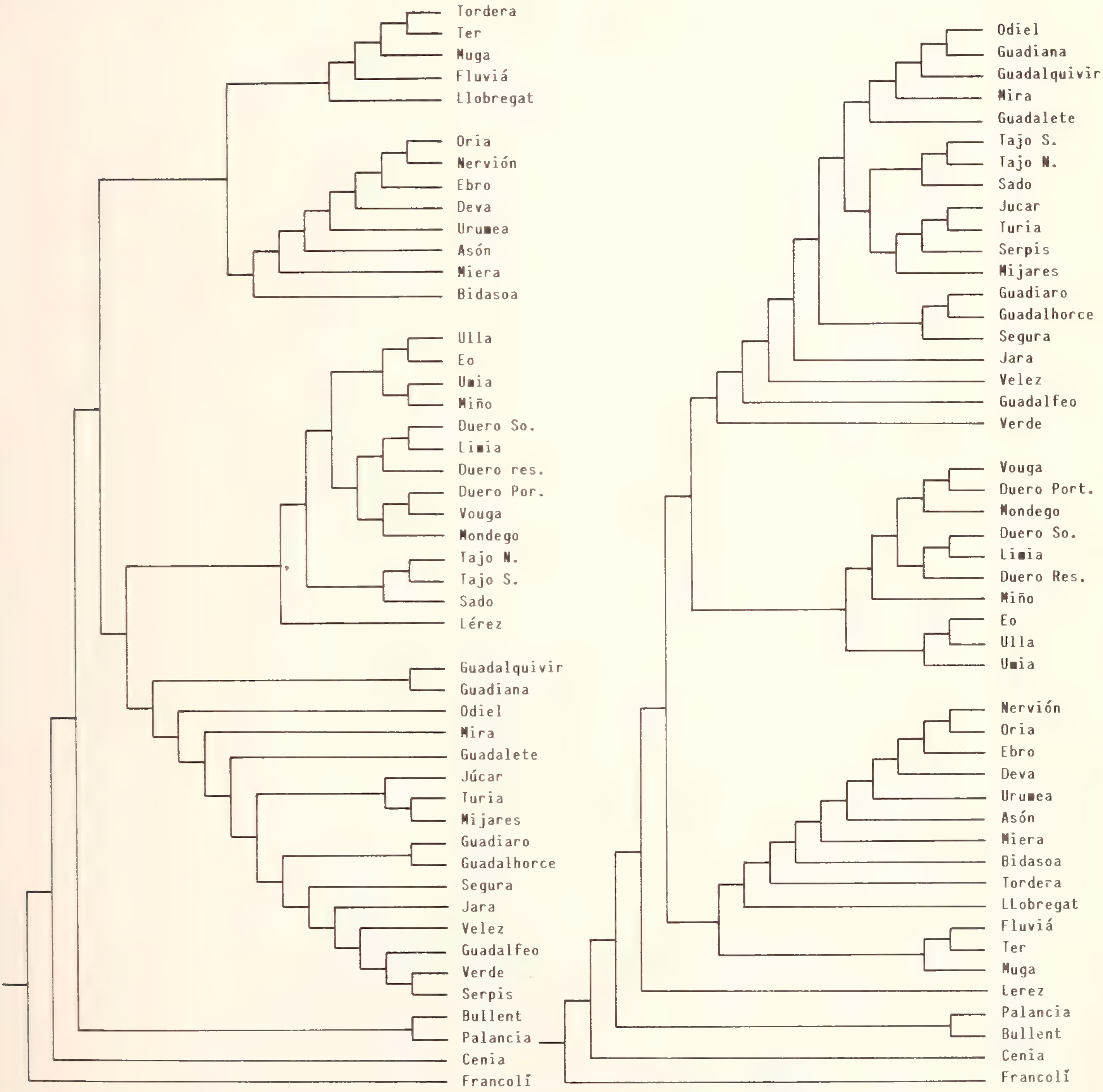

Tordera
Ter
Muga
Fluviá
Llobregat
Oria
Nervión
Ebro
Deva
Urumea
Asón
Miera
Bidasoa
Ulla
Eo
Umia
Miño
Duero So.
Limia
Duero res.
Duero Por.
Vouga
Mondego
Tajo N.
Tajo S.
Sado
Lérez
Guadalquivir
Guadiana
Odiel
Mira
Guadalete
Júcar
Turia
Mijares
Guadiaro
Guadalhorce
Segura
Jara
Velez
Guadalfeo
Verde
Serpis
Bullent
Palancia
Cenia
Francolí
Odiel
Guadiana
Guadalquivir
Mira
Guadalete
Tajo S.
Tajo N.
Sado
Jucar
Turia
Serpis
Mijares
Guadiaro
Guadalhorce
Segura
Jara
Velez
Guadalfeo
Verde
Vouga
Duero Port.
Mondego
Duero So.
Limia
Duero Res.
Miño
Eo
Ulla
Umia
Nervión
Oria
Ebro
Deva
Urumea
Asón
Miera
Bidasoa
Tordera
LLobregat
Fluviá
Ter
Muga
Lerez
Palancia
Bullent
Cenia
Francolí

Fig. 2 (left side): Camin-Sokal clustering for real distributions.

Fig. 3: Camin-Sokal clustering for distributions modified by apochoric reduction.

Three large regions were defined:

1. Fluvial basins of Catalonia, Cantabrian watershed and the Ebro.
2. Galician fluvial basins, Duero, Tajo, Sado and Portuguese basins.
3. Fluvial basins of the southern Iberian Peninsula.

In the first region, two large groups should be differentiated: the Catalonian basins, and the Ebro and Cantabrian watershed basins.

In the second region, three subregions or sectors were separated:

a) The basins of Galicia.
b) Duero and Portuguese basins.
c) Tajo and Sado basins.

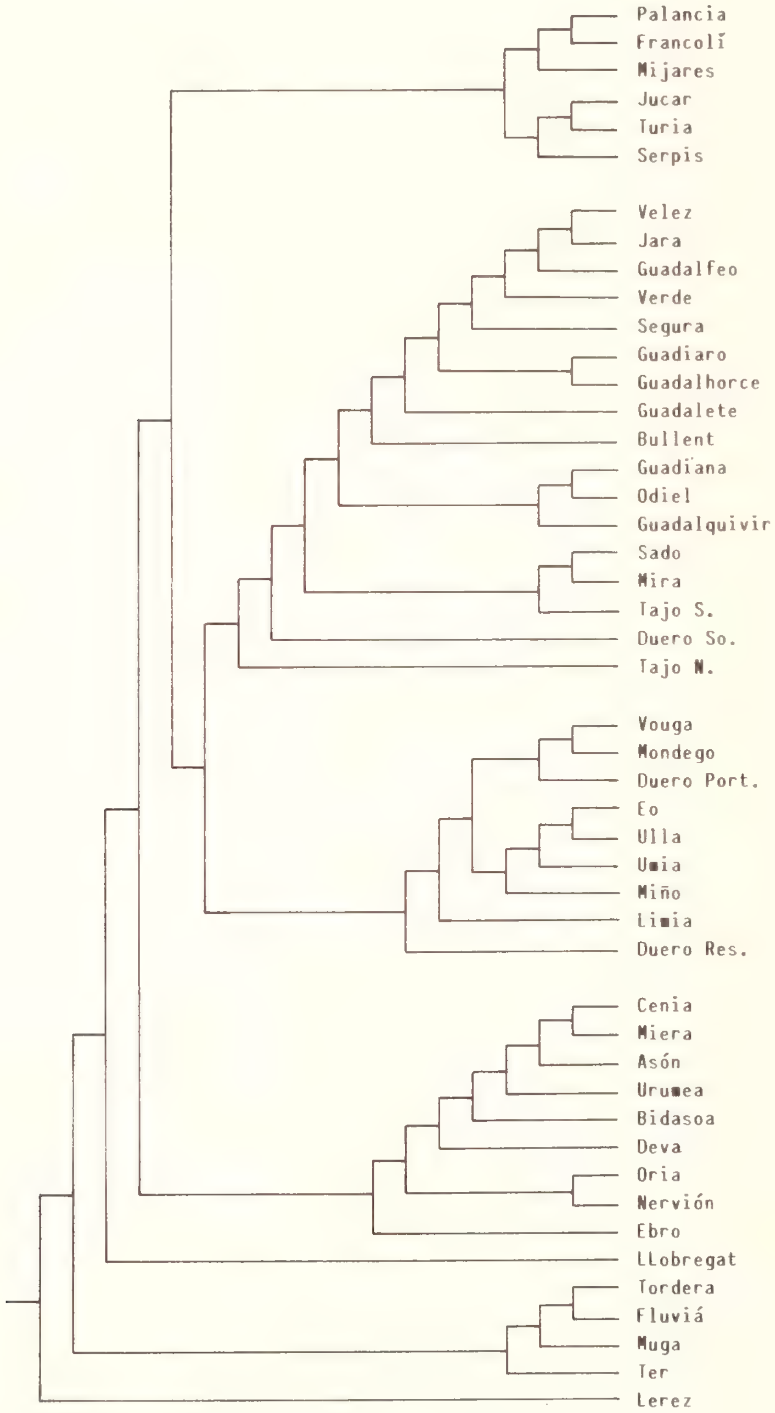

Palancia
Francolí
Mijares
Jucar
Turia
Serpis
Velez
Jara
Guadalfeo
Verde
Segura
Guadiaro
Guadalhorce
Guadalete
Bullent
Guadiana
Odiel
Guadalquivir
Sado
Mira
Tajo S.
Duero So.
Tajo N.
Vouga
Mondego
Duero Port.
Eo
Ulla
Umia
Miño
Limia
Duero Res.
Cenia
Miera
Asón
Urumea
Bidasoa
Deva
Oria
Nervión
Ebro
LLobregat
Tordera
Fluviá
Muga
Ter
Lerez

Fig. 4: Dollo clustering for real distributions.

Areas transformed by apochoric reduction (fig. 3)

There were three major regions:

1. Fluvial basins of Catalonia, the Cantabrian watershed and the Ebro.

Within this region, two subregions or sectors similar to those described in the previous section were discerned: The Fluvia, Ter and Muga rivers and the rivers of the Cantabrian mountains, the Ebro and the Llobregat and Tordera rivers of Catalonia.

2. Duero, Portuguese basins and the rivers of Galicia.

Two subregions were found in this region: the Duero, Miño and Portuguese basins, and the rest of the Galician basins.

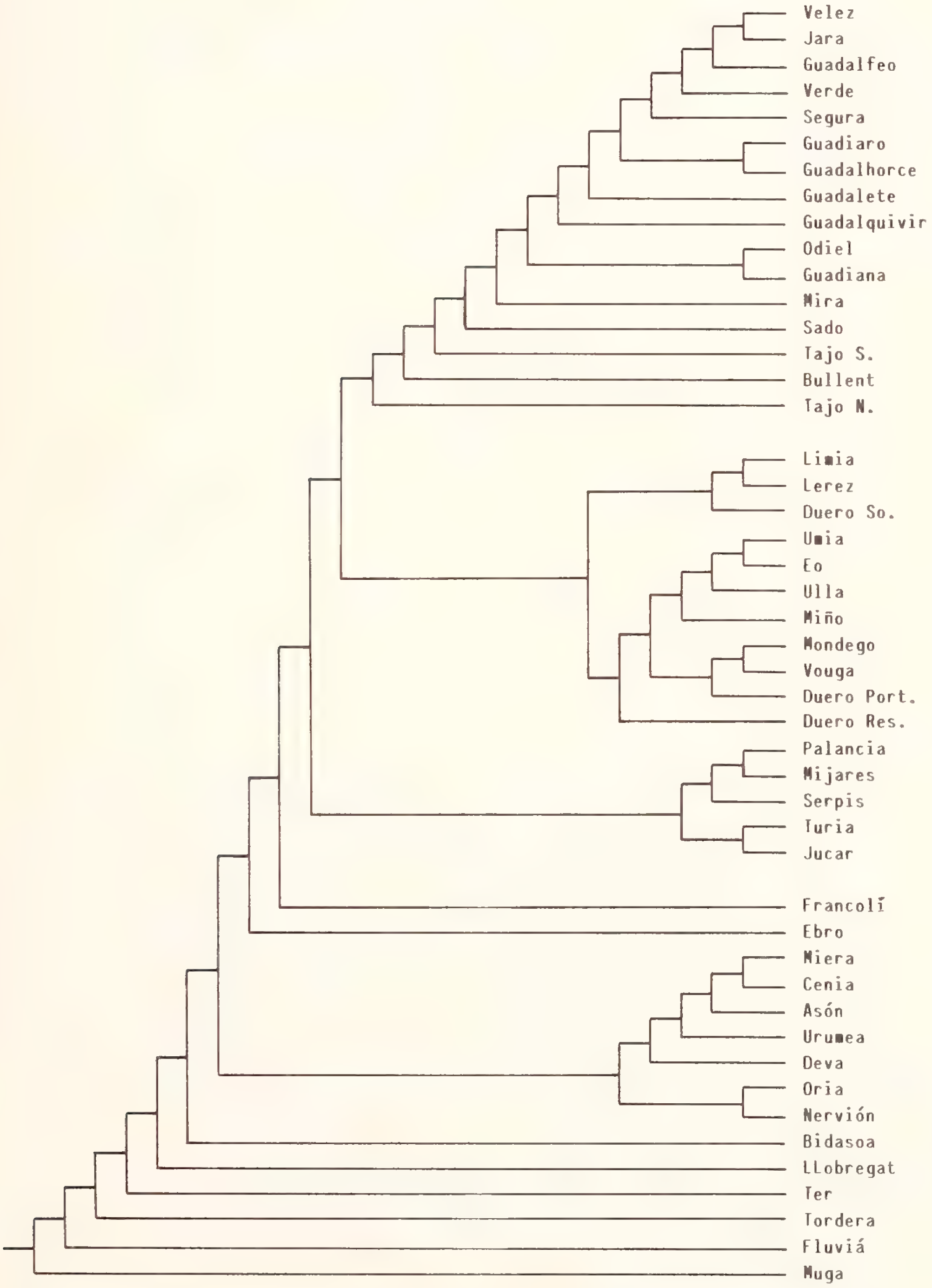

Velez
Jara
Guadalfeo
Verde
Segura
Guadiaro
Guadalhorce
Guadalete
Guadalquivir
Odiel
Guadiana
Mira
Sado
Tajo S.
Bullent
Tajo N.
Limia
Lerez
Duero So.
Umia
Eo
Ulla
Miño
Mondego
Vouga
Duero Port.
Duero Res.
Palancia
Mijares
Serpis
Turia
Jucar
Francolí
Ebro
Miera
Cenia
Asón
Urumea
Deva
Oria
Nervión
Bidasoa
LLobregat
Ter
Tordera
Fluviá
Muga

Fig. 5: Dollo clustering for distributions modified by apochoric reduction.

3. Fluvial basins not clearly classified. Three sectors were designated:
   a) Odiel, Guadiana, Guadalquivir, Mira and Guadalete basins.
   b) Tajo, Sado and levantine basins. In this sector, the area of the Tajo and Sado was separated from the rest.
   c) Guadiaro, Guadalhorce and Segura river basins.

Dollo parsimony method

For modern taxa distributions (fig. 4)

Using this method, five main regions were determined:

1. Northern Catalonian fluvial basins.
2. Basins of the Ebro, Cantabrian watershed and the Cenia.
3. Levantine basins.
4. The Galician and Duero basins, except for the south-western and Portuguese sections. In figure 4, the Galician basins are apparently grouped closer to each other.
5. Basins of the south and southwestern Iberian Peninsula and the southwestern section of the Duero.

Three areas were differentiated within this large group:

   a) The rivers of south and south-eastern Spain.
   b) Guadalquivir, Guadiana and Odiel rivers.
   c) Rivers of the left bank of the Tajo, Sado and Mira.

Areas transformed by apochoric reduction (fig. 5)

The following regions were differentiated:

1. Basins of the south and south-west Iberian Peninsula.
2. The basins of the Duero, rivers of Galicia and Portuguese basins.
3. Levantine basins.
4. Ebro River basin.
5. Cantabrian watershed basins.

Wagner parsimony method

For modern taxa distributions (fig. 6)

As can be seen in the figure, two main groups were differentiated:

1. The basins of the Ebro, Cantabrian watershed Cenia and Catalonian rivers.

Within this group, the Catalonian rivers were more closely related to each other. The rivers of Catalonia seem to have been united throughout their history, except for the Francolí linked to the Palancia. As indicated by the other methods, this relation seems to be the result of recent faunistic dispersions in the Francolí basin.

2. The second major faunistic group was formed by the remaining hydrographic basins. In this group, the following subgroups were made:
   a) Basins of south-eastern Spain.
   b) Galician river basins and the Vouga.
   c) Duero, Limia and Mondego basins.
   d) Tajo and Guadiana basins.
   e) Levantine basins.
   f) Basins of southern Spain.

Areas transformed by apochoric reduction (fig. 7)

Two main regions were differentiated:

1. The Ebro, Cantabrian watershed and Catalonian basins. The Ebro basin was the first to separate in this group.
2. In the second region there are two large subgroups:
   a) The Tajo, Mira, Sado, Duero, Galician basins and the Portuguese basins.
   b) Basins of the Levant and southern Spain.

Subgroup a contained three perfectly differentiated areas: The Tajo, Sado and Mira basins; close to these, the Duero and Portuguese basins; and an area formed by the Galician confluences.

Subgroup b had two areas: The basins of southern Spain and the Levantine basins.

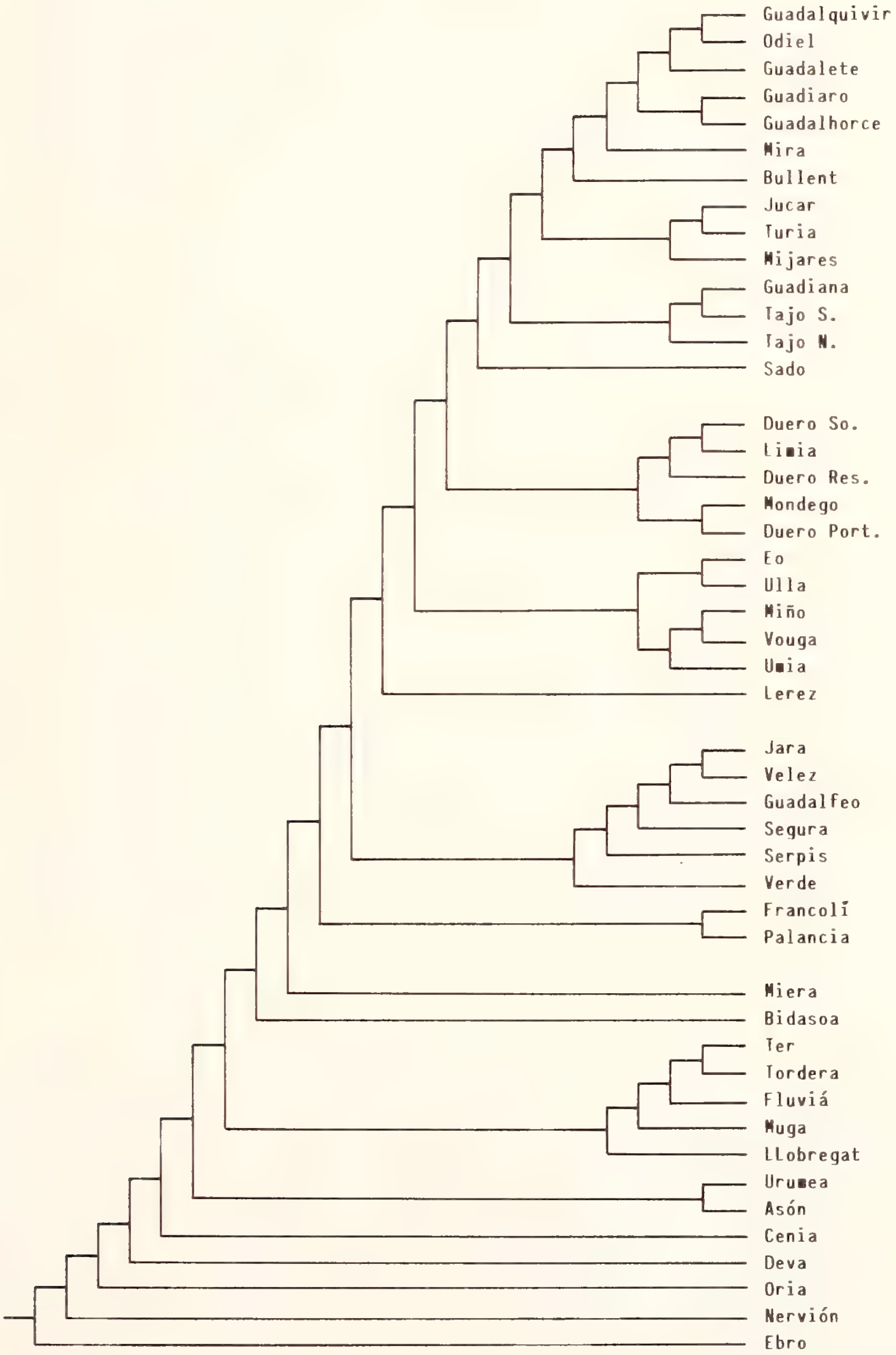

Guadalquivir
Odiel
Guadalete
Guadiaro
Guadalhorce
Mira
Bullent
Jucar
Turia
Mijares
Guadiana
Tajo S.
Tajo N.
Sado
Duero So.
Limia
Duero Res.
Mondego
Duero Port.
Eo
Ulla
Miño
Vouga
Umia
Lerez
Jara
Velez
Guadalfeo
Segura
Serpis
Verde
Francolí
Palancia
Miera
Bidasoa
Ter
Tordera
Fluviá
Muga
Llobregat
Urumea
Asón
Cenia
Deva
Oria
Nervión
Ebro

Fig. 6: Wagner clustering for real distributions.

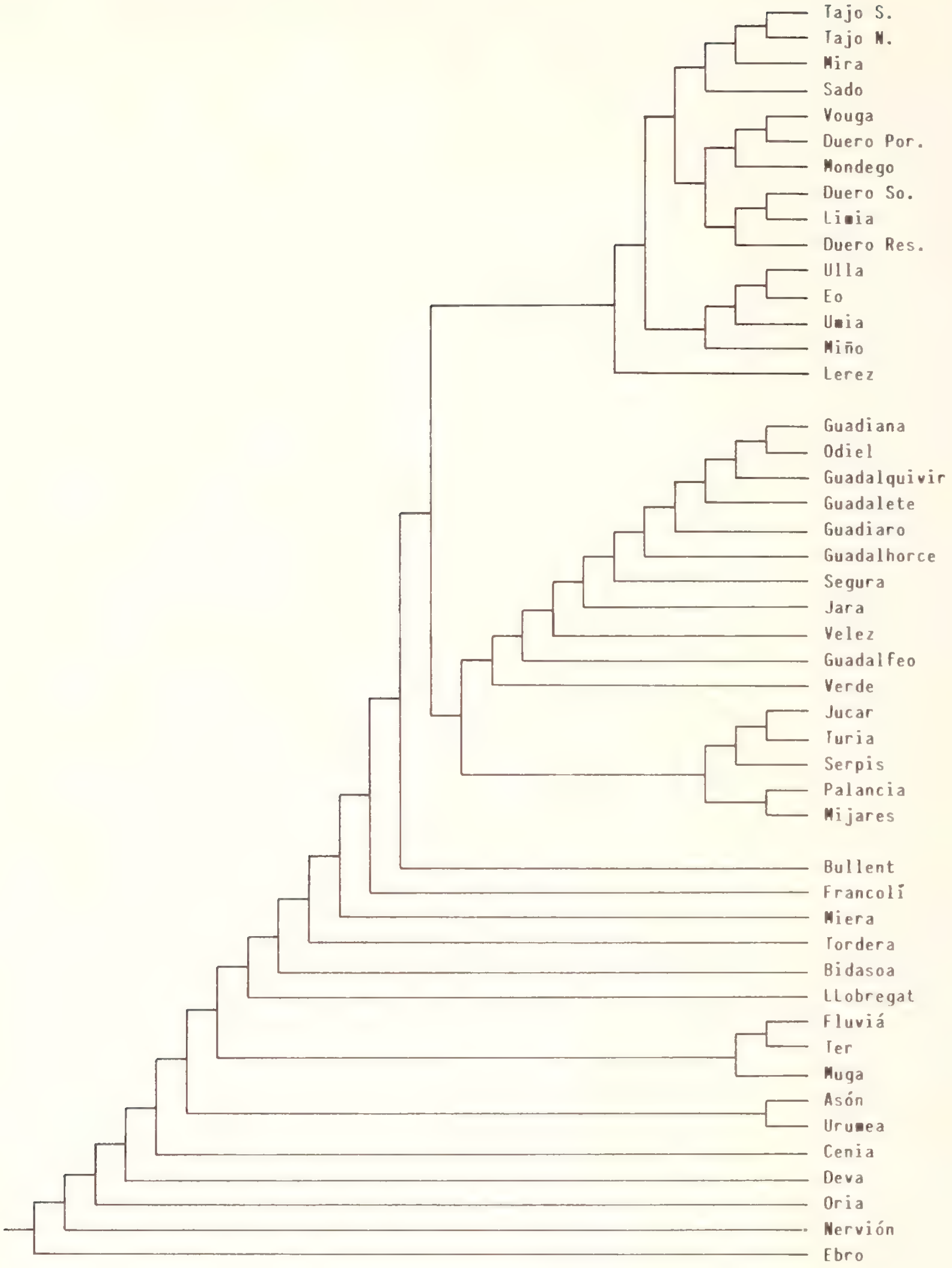

Tajo S.
Tajo N.
Mira
Sado
Vouga
Duero Por.
Mondego
Duero So.
Limia
Duero Res.
Ulla
Eo
Umia
Miño
Lerez
Guadiana
Odiel
Guadalquivir
Guadalete
Guadiaro
Guadalhorce
Segura
Jara
Velez
Guadalfeo
Verde
Jucar
Turia
Serpis
Palancia
Mijares
Bullent
Francolí
Miera
Tordera
Bidasoa
LLobregat
Fluviá
Ter
Muga
Asón
Urumea
Cenia
Deva
Oria
Nervión
Ebro

Fig. 7: Wagner clustering for distributions modified by apochoric reduction.

Discussion and conclusions

Several different methods, derived from valid premises, were used in order to determine biogeographic areas. Although the results would be expected to differ in each case, they were found to be congruous, especially in the delimitation of general areas. This is explained as due to the system noise produced by establishing areas on the basis of overall similarities, independent of biogeographic suppositions.

All the methods used (Camin-Sokal parsimony, Dollo and Wagner) concurred in defining two large regions (see fig. 8).

1. The basins of the Ebro River, Cantabrian watershed (Bidasoa, Urumea, Oria,

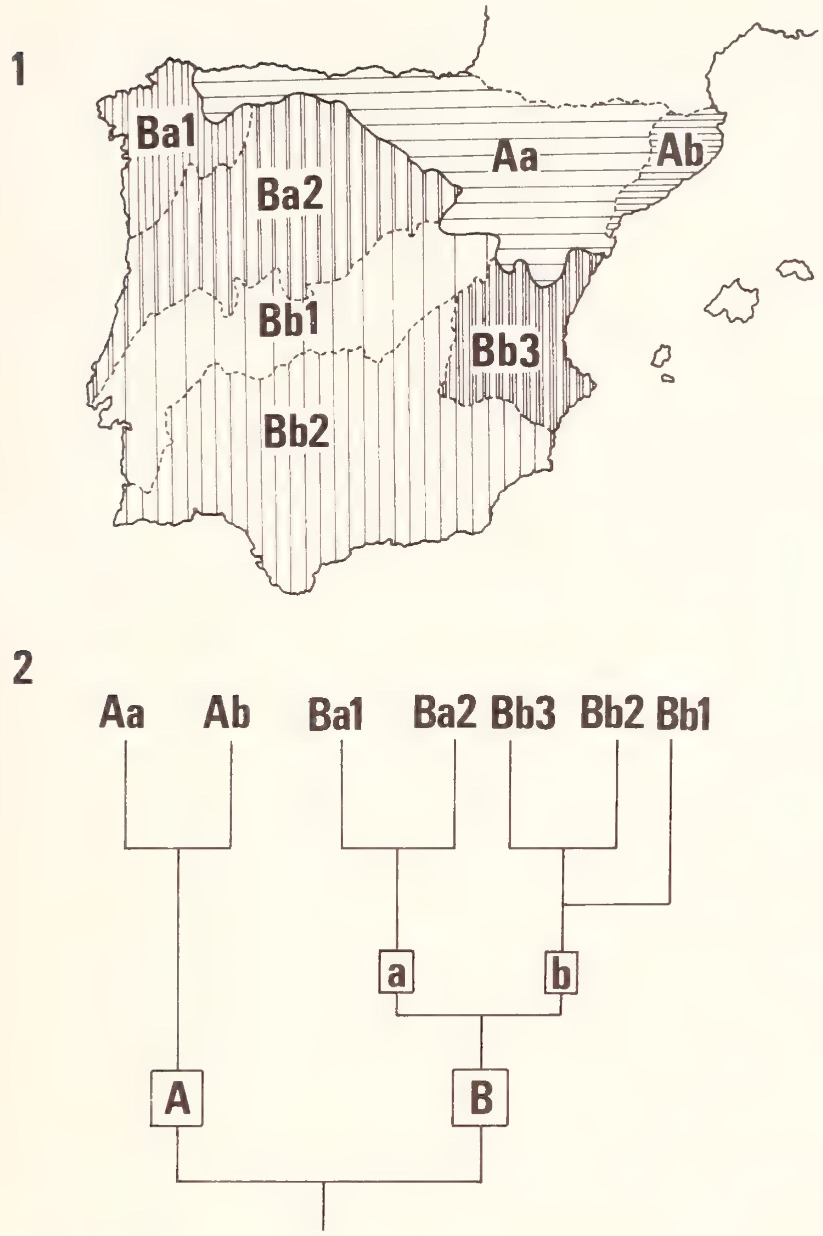


Fig. 8: 1. Biogeographical areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fish distributions.

2. Hypothetical relationships among the different areas. A = Northern Iberian region, Aa = Ebro-Cantabrian sector, Ab = Catalonian sector. B = Southern Iberian region, Ba = Galician-Portuguese sector, Ba1 = Galician subsector, Bb2 = Portuguese subsector, Bb = southern sector, Bb1 = Central subsector, Bb2 = Andalusian subsector, Bb3 = Mediterranean subsector.

Deva, Lastras, Nervión, Asón, Miera, Nansa, Pas, Deva-Cares, Sella, Narcea and Navia), Catalonia (Muga, Ter, Fluviá, Tordera, Llobregat and Francolí) and the Cenia. We denominated this area as the northern Iberian region.

Within the northern Iberian region, the results obtained with the different methods varied. According to the Wagner method, the Ebro river basin was the first to separate from the other hydrographic basins. However, with the Camin-Sokal and Dollo methods, the Catalonian river basins separated before the Ebro and Cantabrian basins, which conserved their relations longer. As such, the union between the Ebro and Cantabrian basins was considered most probable (the Ebro-Cantabrian relations having lasted longer than those of the Ebro-Catalonian sector) (see fig. 8).

The Cenia river basin was classified by the Camin-Sokal method as independent, undoubtedly because only one species was present in its waters, making it almost impossible to establish biogeographic relations.

When true distributions were considered by the Dollo and Wagner methods, the Francolí basin was classified as being very near the Levantine areas. When apochoric regions were reduced, it was classified among the Catalonian basins. This basin probably underwent a faunistic exchange with more southern basins after a preliminary isolation.

2. The second large region (southern Iberian region) included the other hydrographic basins in the Iberian Peninsula (see fig. 8). Within this region, all the methods discerned two subgroups or sectors: on the one hand, the Galician basins (Eo, Ulla, Umia, Masma, Oro, Sor, Eume, Donas, Miño, Lerez, Limia, Cave and Ave) and the Duero, Vouga and Mondego basins (Galician-Portuguese sector), and on the other, the basins of the southern Iberian Peninsula (Mira, Odiel, Guadalete, Jara, Barbate, Guadiaro, Guadalhorce, Guadalfeo, Verde, Segura, Serpis, Guadiana, and Guadalquivir) and Levant (Mijares, Palancia, Turia, Júcar and Bullent) (southern sector). This subgroup included the Tajo and Sado Basins (Central subsector) according to most of the criteria used. However, with the Wagner method for plesiochories and the Camin-Sokal method for true distributions, the Tajo and Sado rivers were grouped close to the Duero and Galician basins.

In the first subgroup, there are two prominent faunistic areas: the Duero, Cave, Ave, Vouga, Mondego and Limia basins (Portuguese subsector) and the Miño, Umia, Ulla, Eo and Lerez basins (Galician subsector). The Lerez basin appears in different areas because of the paucity of its fauna.

The different subdivisions of the Duero were close to each other in every case, historically disqualifying the diversion of the river in sections. Only the Dollo method for true distributions disclosed a relation between the so-called southeastern stretch of the Duero river with the Tajo. It is possible that after these rivers separated, there were captures or colonizations from the Tajo towards this section of the Duero.

The second subgroup (southern sector) had three well- defined areas. The area most distantly related to the other two was that formed by the Tajo and Sado basins (central subsector). The sections into which the Tajo was divided evidenced a close relationship in all the analyses, which eliminates the historical justification for this division. Another area grouped the levantine basins (Palancia, Mijares, Júcar, Turia and Serpis) (Mediterranean subsector). Of these, the Júcar and Turia rivers were consistently more closely united to each other than other hydrographic basins. The Serpis basin did not appear in this area when Dollo and Wagner methods for real distributions were applied.

The third area is formed by the basins of the southern Iberian Peninsula (Mira, Guadiana, Odiel, Guadalquivir, Guadalete, Jara, Barbate, Guadiaro, Guadalhorce, Vélez, Guadalfeo, Segura and Verde) (Andalusian subsector). Within this sector, the Guadiana, Odiel and Guadalquivir basins seem to be more closely related to each other than to the rest. The results of the division of the Iberian Peninsula into seven areas is depicted in the fig. 8.

Contrasted hypotheses

The hypothesis for establishing biogeographic areas that we have developed here can be contrasted with freshwater fish phylogeny and paleogeographic knowledge of the Iberian Peninsula.

Phylogeny

The phylogenetic relations of the Iberian continental ichthyofauna are unknown, except for the genus *Barbus* (Doadrio, 1984). The evolution of this genus is represented in the cladogram in fig. 9. Unfortunately, as can be observed in fig. 9, in the Iberian Peninsula, the species of the genus *Barbus* constitute a polyphyletic group, in the sense of Farris (1974) and Platnick (1977), precluding elaboration of a single area cladogram. In the present case, cladograms can only be made of two areas, which as Platnick and Nelson (1978) have demonstrated, is inadequate.

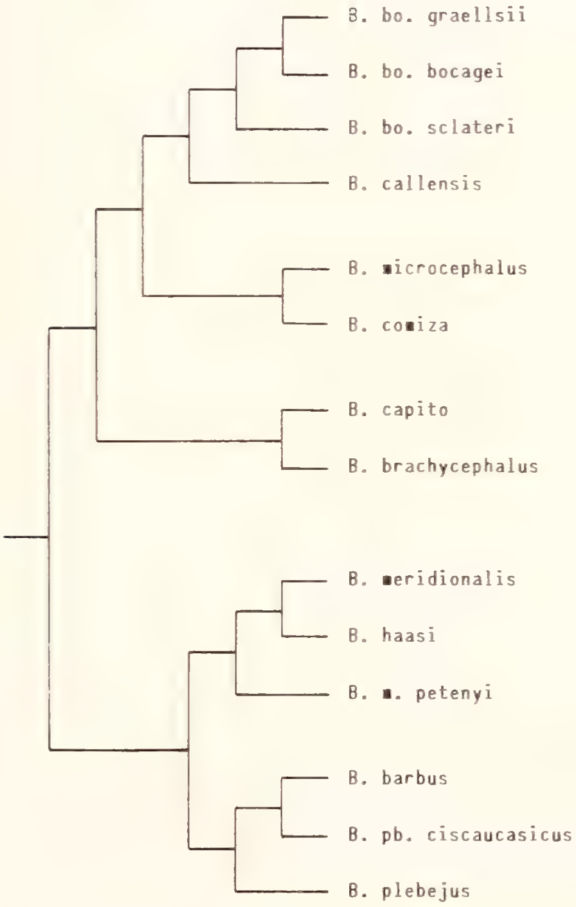

B. bo. graellsii
B. bo. bocagei
B. bo. sclateri
B. callensis
B. microcephalus
B. comiza
B. capito
B. brachycephalus
B. meridionalis
B. haasi
B. m. petenyi
B. barbus
B. pb. ciscaucasicus
B. plebejus

Fig. 9: Phylogeny of the genus *Barbus* (Doadrio, 1984).

Paleogeography

The geological origin of the fluvial basins is not known in detail, except in concrete cases like the Júcar basin (Garcia Abbad, 1975, Perez Gonzalez, 1981).

Generally speaking, Spanish fluvial basins in their present form date from the Quaternary. Prior to this epoch, large endorrheic basins occupied the entire Iberian Peninsula. The most recent basins are the southern ones because the Andalusian region was submerged until the lower Miocene (Rögl & Steininger, 1983). Separation of the modern Tajo and Duero basins must have taken place in the Oligocene (Garzon et al., 1983) with the formation of the Central System. The basins of the Ebro, Catalonia and Cantabria must have also become independent in the Oligocene with the formation of the Iberian System.

The paleogeographic data therefore seem to coincide completely with our separation of areas, but various taxa studied are of more recent origin than the Oligocene, such as the genus *Barbus* (Doadrio, 1984). It is improbable that the three subspecies of *Barbus bocagei* Steind., 1865, the two subspecies of *Chondrostoma polylepis* Steind., 1865, and the two subspecies of *Chondrostoma toxostoma* Vallot, 1856 separated before the Miocene.

It can be assumed that the isolation of these areas was practically complete and that random relationships have been established in more recent epochs. It is difficult to imagine that this would have occurred by means of fluvial captures, since only certain groups have colonized new areas. In fact, recently known fluvial captures, such as those of the Alberche and the Júcar (Júcar, Guadiana) (Perez Gonzalez, 1980) do not seem to have influenced freshwater fish distribution. Nonetheless, some rivers present characteristic fauna of other fluvial basins, such as the Huebra (Duero-Tajo), Lozoya (Tajo-Duero) and Jalón (Ebro-Tajo). This may have resulted from either fluvial captures (although this has not been geologically proved) or unknown systems of dispersion.

Acknowledgements

We are grateful to B. Thomas and R. Márquez for the translation of the manuscript. Dr. F. B. Sanchiz, Dr. B. Elvira, Dr. K. Busse and B. Arano reviewed the manuscript, hence our gratitude. This project was funded by project 211 of the C. S. I. C.

References

Arevalo, C. (1929): La vida en las aguas dulces. — Barcelona.

Blondel, J. (1979): Biogéographie et Ecologie. — Paris.

Croizat, L. (1958): Panbiogeography. — Caracas.

—, G. Nelson & D. E. Rosen (1974): Centers of origin and related concepts. — Syst. Zool., 23 (2): 265—287.

Doadrio, I. (1981): Primeros datos sobre la distribución de *Cobitis calderoni* Bacescu, 1961 (Pisces, Cobitidae) en la Península Ibérica. — Doñana Acta Vertebrata, 8: 291—293.

— (1984): Relaciones filogenéticas y biogeográficas de los barbos (*Barbus*, Cyprinidae) de la Península Ibérica y aportes corológicos y biogeográficos a su ictiofauna continental. — Madrid.

—, B. Elvira, C. R. Vigal & J. Lobon-Cervia (1980): Nuevas citas de la "Loina" *Chondrostoma* (*Machaerocheilus*) *toxostoma arrigonis* Steind. (Pisces, Cyprinidae) en España. — Doñana Acta Vertebrata, 7 (1): 97—99.

Farris, J. S. (1974): Formal definitions of paraphyly and polyphyly. — Syst. Zool. 23: 548—554.

Garcia-Abbad, F. J. (1975): Estudio Geológico de la región del Pantano de Alarcón (Cuenca). — Madrid.

Garzón-Heydt, M. G., J. Pedraza Gilsanz & A. G. Ubanell (1983): Los modelos evolutivos del relieve del Sistema Central Ibérico (Sectores de Gredos y Guadarrama). — Rev. R. Acad. Cienc. Fis. y Natur. Madrid, 86 (2): 475—496.

Illies, J. ed. (1978): Limnofauna Europaea. — Stuttgart.

Lozano Rey, L. (1952): Los peces fluviales de España. — Madrid.

Perez Gonzalez, A. (1981): Neógeno y cuaternario de la Llanura Manchega y sus relaciones con la cuenca del Tajo. — Madrid.
Platnick, N. I. (1976): Concepts of dispersal in historical biogeography. — Syst. Zool. 25 (3): 294—295.
— (1977): Paraphyletic and polyphyletic groups. — Syst. Zool. 26: 195—200.
— & G. J. Nelson (1978): A method of analysis for historical biogeography. — Syst. Zool. 27 (1): 1—16.
Rögl, F. & F. F. Steininger (1983): Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. — Ann. Naturhist. Mus. Wien (85) A: 135—163.
Rosen, D. E. (1975): A vicariance model of Caribbean Biogeography. — Syst. Zool. 24 (4): 431—464.
— (1978): Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. — Syst. Zool. 27 (2): 159—188.
Sanchiz, B. (1981): Aportes al método de delimitación de regiones en biogeografía histórica. — Memorias del Coloquio sobre Ecología y Biogeografía, Guadalajara 28—31 Marzo, 1979, Madrid: 224—243.

I. Doadrio. Museo Nacional de Ciencias Naturales. José Gutierrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain.

Appendix

Tables 1 and 2

Table 1: Real distributions for the different taxa occurring in the Iberian Peninsula. Dots = presence. Basins are: 1 Urumea, 2 Oria, 3 Deva, 4 Lastras, 5 Nervión, 6 Asón, 7 Miera, 8 Pas, 9 Nansa, 10 Cares, 11 Sella, 12 Narcea, 13 Navia, 14 Eo, 15 Masma, 16 Oro, 17 Sor, 18 Eume, 19 Donas, 20 Ulla, 21 Umia, 22 Lerez, 23 Miño, 24 Limia, 25 Cave, 26 Ave, 27 S. O. Duero, 28 Duero, 29 Duero port., 30 Vouga, 31 Mondego, 32 N. Tajo, 33 S. Tajo, 34 Sado, 35 Mira, 36 Guadiana, 37 Odiel, 38 Guadalquivir, 39 Guadalete, 40 Barbate, 41 Guadiaro, Guadalhorce, 42 Jara, 43 Velez, 44 Guadalfeo, 45 Segura, 46 Verde, 47 Serpis, 48 Júcar, 49 Turia, 50 Bullent, 51 Palancia, 52 Mijares, 53 Cenia, 54 Ebro, 55 Bidasoa, 56 Francolí, 57 Llobregat, 58 Tordera, 59 Ter, 60 Fluvia, 61 Muga.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
B. bo. bocagei																				
B. bo. sclateri																				
B. bo. graellsii		●	●		●															
B. meridionalis																				
B. microcephalus																				
B. comiza																				
B. haasi																				
Ch. toxostoma	●	●	●	●	●	●														
Ch. to. arrigonis																				
Ch. polylepis														●	●	●	●	●	●	●
Ch. po. willkommii																				
Ch. lusitanicum																				
I. palaciosi																				
Ph. phoxinus	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●							
Phx. hispanicus																				
R. lemmingii																				
R. arcasii																				●
R. macrolepidotus																				
T. alburnoides																				
L.c. pyrenaicus																				
L.n.sp.					●															
L. c . cephalus																				
C. calderoni																				
C. maroccana																				
N. barbatulus		●	●	●	●															

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
B. bo. bocagei				●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●						
B. bo. sclateri																●	●	●	●	●	●
B. bo. graellsii																					
B. meridionalis																					
B. microcephalus																●					
B. comiza												●	●			●		●			
B. haasi																					
Ch. toxostoma																					
Ch. to. arrigonis																					
Ch. polylepis	●		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●							
Ch. po. willkommii																●	●	●			●
Ch. lusitanicum													●	●	●						
I. palaciosi																		●			
Ph. phoxinus																					
Phx. hispanicus																●					
R. lemmingii													●			●	●	●			
R. arcasii	●		●					●				●									
R. macrolepidotus			●						●	●	●										
T. alburnoides												●	●			●	●	●			
L. c. pyrenaicus												●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
L. n. sp.		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●								
L. c. cephalus																					
C. calderoni								●				●									
C. maroccana												●	●			●	●	●	●	●	
N. barbatulus																					

Table 1 (continued).

	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62
B. bo. bocagei							●	●	●	●	●	●									
B. bo. sclateri	●				●																
B. bo. graellsii														●					●		
B. meridionalis																		●	●	●	●
B. microcephalus																					
B. comiza																					
B. haasi											●	●		●		●	●				
Ch. toxostoma													●	●							
Ch. to. arrigonis								●	●												
Ch. polylepis																					
Ch. po. willkommii	●																				
Ch. lusitanicum																					
I. palaciosi																					
Ph. phoxinus														●	●		●	●	●	●	●
Phx. hispanicus																					
R. lemmingii																					
R. arcasii							●	●	●		●	●		●		●					
R. macrolepidotus																					
T. alburnoides																					
L. c. pyrenaicus	●	●	●	●	●	●	●	●	●												
L. n. sp.														●							
L. c. cephalus																	●	●	●	●	●
C. calderoni														●							
C. maroccana								●	●	●				●							
N. barbatulus														●							

Table 2: Distributions modified after Sanchiz's (1981) method. Dots = presence. Basins are: 1 Urumea, 2 Oria, 3 Deva, 4 Nervión, 5 Asón, 6 Miera, 7 Eo, 8 Ulla, 9 Umia, 10 Lerez, 11 Miño, 12 Limia, 13 S. O. Duero, 14 Duero, 15 Duero port., 16 Vouga, 17 Mondego, 18 N. Tajo, 19 S. Tajo, 20 Sado, 21 Mira, 22 Guadiana, 23 Odiel, 24 Guadalquivir, 25 Guadalete, 26 Guadiaro, 27 Guadalhorce, 28 Jara, 29 Velez, 30 Guadalfeo, 31 Segura, 32 Verde, 33 Serpis, 34 Júcar, 35 Turia, 36 Bullent, 37 Palancia, 38 Mijares, 39 Cenia, 40 Ebro, 41 Bidasoa, 42 Francolí, 43 Llobregat, 44 Tordera, 45 Ter, 46 Fluviá, 47 Muga.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
B. bo. bocagei												●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
B. bo. sclateri																						●	●
B. bo. graellsii		●	●	●																			
B. meridionalis																						●	
B. microcephalus																							
B. comiza																							
B. haasi																							
Ch. toxostoma	●	●	●	●	●																		
Ch. to. arrigonis																							
Ch. polylepis							●	●	●		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●			
Ch. po. willkommii																					●	●	●
Ch. lusitanicum																			●	●	●		
I. palaciosi																							
Ph. phoxinus	●	●	●	●	●	●																	
Phx. hispanicus																						●	
R. lemmingii																						●	●
R. arcasii								●	●		●							●					
R. macrolepidotus															●	●	●						
T. alburnoides														●				●	●			●	●
L. c. pyrenaicus																		●	●	●	●	●	●
L. n. sp.										●	●	●	●	●	●	●	●	●	●				
L. c. cephalus																							
C. calderoni														●									
C. maroccana																		●	●			●	●
N. barbatulus		●	●	●																			

	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
B. bo. bocagei										●	●	●	●	●	●									
B. bo. sclateri	●	●	●	●				●																
B. bo. graellsii																	●					●		
B. meridionalis																					●	●	●	●
B. microcephalus																								
B. comiza	●																							
B. haasi														●	●		●		●	●				
Ch. toxostoma																●	●							
Ch. to. arrigonis											●	●												
Ch. polylepis																								
Ch. po. willkommii	●		●	●																				
Ch. lusitanicum																								
I. palaciosi	●																							
Ph. phoxinus																	●	●		●	●	●	●	●
Phx. hispanicus																								
R. lemmingii	●																							
R. arcasii										●	●	●		●	●		●		●					
R. macrolepidotus																								
T. alburnoides	●																							
L. c. pyrenaicus	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●												
L. n. sp.																	●							
L. c. cephalus																				●	●	●	●	●
C. calderoni																	●							
C. maroccana	●	●																						
N. barbatulus																	●							

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 129—145	Bonn, August 1988

Untersuchungen an Parasitoiden von Dipteren im Strandanwurf der Kieler Förde

Werner Heitland

Abstract. The biology of "sea-weed flies" has already been studied by several authors, whereas their parasitoids are virtually unknown. For this reason, larvae and pupae of *Coelopa frigida* (F.) and *Fucellia tergina* (Zett.) have been collected during 1984 at the "Kieler Förde" (FRG) in order to examine their parasitoids. Altogether, 9 parasitic Hymenoptera of the families Ichneumonidae, Braconidae, Pteromalidae, Diapriidae, Eucoilidae and one parasitic Staphylinid were reared from these two host species. Tab. 1 summarizes the parasitoids reared by former authors, whereas Tab. 2 shows the parasitoids found around Kiel and their biological characteristics. With the aid of laboratory cultures, observations were made on the biology and behaviour of the dominant parasitoid species, i. e. *Phygadeuon cylindraceus* Ruthe, *Aphaereta minuta* (Nees), *Eupteromalus fucicola* (Walk.), *Urolepis maritima* (Walk.) and of *Trichopria nigra* (Nees). Only a few individuals of *Biosteres wesmaelii* (Hal.), *Pentapleura fuliginosa* (Hal.), *Spalangia erythromera erythromera* Först., *Trichopria suspecta* (Nees) and *Aleochara algarum* Fauv. could be reared. With the exception of February, 1984, when parasitism by *A. minuta* was 46 %, rates of parasitism were quite low and increased only slowly during summer and autumn. This was probably due to storm tides in the spring which washed off parts of the hibernating host and parasite populations. Parasitism was also influenced by the composition of the wrack-beds, it being higher in dry wrack-strings than in deep, wet wrack-beds. It is suggested that parasitoids are less well adapted to the coastal environment than their hosts. Several species can also use other unpredictable habitats, such as carrion or decomposing plant material.

Key words. Wrack-beds, unpredictable resources, sea-weed flies, parasitoids.

Einleitung

Die Anwurfzone umfaßt jenen Bereich des Meeresstrandes, an dem sich die von Flut und Wellenschlag angespülten Pflanzen- und Algenmassen ansammeln. Dieser Lebensraum bietet günstige Lebensbedingungen für Kleintiere und ist sehr arten- und individuenreich. Dürkop (1934) nennt für die Kieler Förde ca. 870 Arten, von denen 99 % Tiere der Landfauna darstellen. Die Zahl der spezifischen Bewohner ist gering, ihre Individuenzahl kann aber, wie für extreme Biotope typisch, sehr hoch sein. Die Ökologie des Strandanwurfs ist insofern von Interesse, als es sich um einen linear ausgedehnten Lebensraum handelt, welcher sich, mit Unterbrechungen, weltweit über Tausende von Kilometern erstreckt. In der Regel ist er aber nur wenige Meter breit. Dazu kommt, daß der Strandanwurf zu den unvorhersagbaren Ressourcen zu rechnen ist. Vorkommen und Häufigkeit von Anwurflagen, die für die Eiablage und Larvalentwicklung geeignet sind, hängen stark von den Witterungsbedingungen und den Meeresströmungen ab.

Unter den typischen Bewohnern der Anwurfzone fallen besonders die saprophagen Dipteren auf. Deren Entwicklung wird durch den mikrobiellen Abbau der Algenhaufen, der zu erhöhten Substrattemperaturen führt, stark begünstigt. Charakteristische Dipterenarten des Strandanwurfs sind vor allem Coelopiden, Anthomyiiden der Subfamilie Fucelliinae, sowie gewisse Sphaeroceriden. Die Biologie und Ökologie dieser „Strandfliegen" wurde mehrfach untersucht (Ardö 1957, Backlund 1945, Egglishaw 1960, Möller 1965, Remmert 1955a, 1955b, 1960a, Strenzke 1963). Meist unberücksichtigt blieben jedoch die Parasitoide dieser Anwurffliegen. Vereinzelte Angaben finden sich lediglich bei Backlund (1945) und Marshall (1979). Aus diesem Grund wurden im Jahre 1984 im Bereich der Kieler Förde Aufsammlungen von Dipteren-Larven und -Puparien durchgeführt und auf Parasitoiden untersucht. Um die Biologie und Ökologie der wichtigsten und häufigsten Parasitoiden näher abzuklären, wurden zusätzlich Laborzuchten und Parasitierungsversuche durchgeführt.

Material und Methoden

Die Probennahmen im Bereich der Kieler Förde erstreckten sich von Anfang Januar bis Ende September 1984. In diesem Zeitraum wurden regelmäßig Dipteren-Puparien und, wenn vorhanden, Larven von *Fucellia tergina* (Zett.) und *Coelopa frigida* (F.) gesammelt. Da hauptsächlich Puparien von *F. tergina* und nur vereinzelt solche von *C. frigida* gefunden wurden, beziehen sich die Parasitierungsraten aus Freilandproben, wenn nicht anders angegeben, auf *F. tergina*. Weil Strandanwurf nur sehr sporadisch anzutreffen war und häufig wieder abgetragen wurde, konnten nur in unregelmäßigen Zeitabständen Aufsammlungen durchgeführt werden.

Die Anreicherung der Puparien erfolgte durch Aufspülen von Algensubstrat und der darunter liegenden Sandschicht, wonach die aufschwimmenden Tönnchen mit einem kleinen Sieb abgeschöpft werden konnten. Larven wurden, zusammen mit dem Algensubstrat, ins Labor überführt und dort angereichert. Um die Entwicklungsdauer der Dipteren und ihrer Parasitoiden zu erfassen, wurden die Larven und Puparien bei verschiedenen Temperaturen (teils in Einzelzucht) unter definierten Lichtbedingungen in Klimaschränken weitergezüchtet. Unter Verwendung der ausschlüpfenden Imagines wurde eine Laborzucht aufgebaut, um Fliegen-Larven oder Puparien als Wirte anbieten zu können. Diese Zuchten erfolgten in Plastikdosen, deren Boden mit einer 2 cm hohen Sandschicht bedeckt war. In einer offenen Petrischale als Unterlage wurden den Dipteren-Weibchen Grünalgen (*Ulva* oder *Enteromorpha*) als Eiablagesubstrat angeboten. Dieses Algenmaterial stammte aus dem Freiland und wurde bis zur Verwendung tiefgefroren aufbewahrt. Nach dem Auftauen erfolgte eine Beimpfung mit älterem Material, um den Fäulnisprozeß schneller einzuleiten. Da sich die meisten Larven im Sand verpuppten, konnten die Tönnchen zur weiteren Verwendung leicht aus diesem ausgewaschen werden.

Schlüpfende Parasitoiden-Imagines mußten für die Weiterzucht längere Zeit gehalten werden. Die Aufbewahrung erfolgte in kleinen Plastikdosen oder Petrischalen, deren Boden mit feuchtem Zellstoff bedeckt war. Als Nahrung erhielten sie zerkleinerte, angefeuchtete Rosinen, die von allen Arten gut angenommen wurden. Zur Zucht wurden Dipteren-Larven im Algensubstrat als Wirte angeboten bzw. eine definierte Zahl von Puparien den Parasitenweibchen vorgelegt.

Die Dipteren des Strandanwurfs

Neben der dominierenden Gattung *Fucellia* (Anthomyiidae) finden sich, als an die Anwurfzone angepaßte Arten, vor allem noch mehrere Coelopidae aus den Gattungen *Coelopa* und *Malacomyia*. Häufig sind ferner Vertreter der Helcomyzidae (*Heterocheila = Oedoparea*), der Sepsidae (*Orygma*), der Sphaeroceridae (*Thoracochaeta* spp.) sowie der Scathophagidae (*Scathophaga* [= *Scopeuma*]). Im Untersuchungsgebiet konnten nur *Coelopa frigida* (F.), *Fucellia tergina* (Zett.), *Fucellia fucorum* (Fallén) sowie *Thoracochaeta* spp. nachgewiesen werden. Da *F. fucorum* nur in wenigen Exemplaren auftrat, wird im weiteren nur auf *C. frigida* und *F. tergina* eingegangen. Die sehr kleinen Larven und Puparien von *Thoracochaeta* wurden, obwohl häufig, nicht weiter untersucht.

Coelopa frigida (Fabricius)

Schon die äußere Erscheinung der „Tangfliegen" weist auf ihre starke Bindung an den Strandanwurf hin. Die Imagines sind dorsoventral abgeflacht und finden sich weniger auf als vielmehr im Strandanwurf (Remmert 1961). Auffällig ist die starke Thigmotaxis der Tiere. Zwar sind sie flugfähig, doch versuchen sie bei Störung meist laufend zu flüchten, um sich in engen Spalten und Ritzen zu verkriechen. Die Morphologie der Extremitäten und der Flügelgelenke als weitere Anpassungen an diesen Lebensraum werden bei Remmert (1960a, 1960b) diskutiert. Die Eier werden in den tieferen Anwurflagen abgelegt. Dort überstehen sie auch längere Überflutungen (Remmert 1960a, Dobson 1976). Unter Laborbedingungen schlüpfen die Eier innerhalb etwa 21 h. Die 3 Larvenstadien werden innerhalb 22, 24 bzw. 97 Stunden durchlaufen, und das Puparium- bzw. Puppenstadium währt 95 Stunden. Dies ergibt eine Entwicklungsdauer vom Ei bis zur Imago von insgesamt 11 Tagen (Thompson 1951).

Coelopa frigida bevorzugt größere Anwurfhaufen mit einem eigenständigen Mikroklima. Durch bakterielle Zersetzung des Substrates kann die Temperatur hier stark ansteigen. Dobson (1974) beschreibt winterliche Situationen mit Lufttemperaturen im Minusbereich, bei denen er in 12 bis 25 cm Tiefe Imagines und Larven in einer Umgebungstemperatur von bis zu 40 ° C vorfand. Diese hohen Substrattemperaturen könnten erklären, warum *C. frigida* gefrierempfindlich ist. Aus dem Freiland eingebrachte überwinternde Imagines wiesen einen mittleren Unterkühlungspunkt von —9.8 ° C auf. Dieser änderte sich nicht weiter, wenn die Tiere längere Zeit bei +3 ° C gehalten wurden (Montigny, mdl. Mitt.).

Nach Remmert (1965) findet man bei *C. frigida* 2 jahreszeitliche Häufigkeitsmaxima zu Anfang und Ende des Winters. Auch im Untersuchungsgebiet konnten während der Wintermonate zahlreiche Imagines gefunden werden, doch war die Anzahl der Jugendstadien relativ gering. Dies dürfte mit der Art des Anwurfs zusammenhängen. An der Kieler Förde dominierte im Winter *Zostera*-Anwurf, der aber nur langsam bakteriell abgebaut wird und als Brutsubstrat ungeeignet ist. Auch im Labor konnte *C. frigida* nie auf *Zostera* gezüchtet werden. Zwar erfolgte eine Eiablage, doch starben die L1-Stadien schon nach kurzer Zeit ab. Am geeignetesten erwiesen sich Braun- und Grünalgen, eingeschränkt auch Rotalgen. Zum Frühjahr hin verließen alle *C. frigida*-Imagines ihre Verstecke und konnten im Fluge beobachtet werden. Größere Wanderflüge wurden besonders von englischen Küsten gemeldet (Egglishaw 1961; Dobson 1974). Dobson unterscheidet “mass flights”, bei denen die Tiere nur kurzfristig auffliegen, von “mass migrational flights”, bei denen die Fliegen über große Strecken entlang der Küstenlinie wandern können. Im Untersuchungsgebiet müssen zwischen dem 28. 3. und 7. 4. 1984 ähnliche Wanderflüge stattgefunden haben, da von Mitte April bis Ende Juni keine Imagines auftraten. Erst ab Juli nahm ihre Zahl wieder langsam zu.

Fucellia tergina (Zetterstedt)

Nach Hennig (1976) kennt man 5 Arten der Gattung *Fucellia*, doch konnten nur *Fucellia tergina* und *Fucellia fucorum* im Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden. Die Imagines sind im Gegensatz zu denen von *C. frigida* nicht im Winter zu finden. *F. tergina* überwintert ausschließlich in Form von Puparien. Die ersten Imagines traten an der Kieler Förde Ende März auf, die ersten Larven ab Mitte April. Die Imagines von *F. tergina* sind in ihrer Verbreitung nicht so streng an den Anwurf gebunden. Sie fanden sich im gesamten Strandbereich, oft auf Blüten von Meerkohl (*Crambe maritima*).

Bietet man frisch geschlüpften Imagines Wasser und eine Zuckerlösung an, so leben sie bei Raumtemperatur 2—3 Monate. Die Eier wurden nur in den oberen Schichten des Anwurfs abgelegt, wo auch die Larven am häufigsten gefunden wurden. Unter Laborbedingungen erfolgte die erste Eiablage bei 20 ° C ca. 5 Tage, bei 15 ° C etwa 9 Tage nach dem Schlüpfen. Bei 10 ° C konnte keine Eiablage beobachtet werden.

Die Entwicklungszeit vom Ei bis zur Imago beträgt bei 20 ° C zwischen 19 und 23 Tagen, wobei die Eier 2 Tage und die Larven 8—10 Tage zur Entwicklung benötigen. Aus den Puparien schlüpfen nach 9—11 Tagen die Imagines. Bei einer durchschnittlichen Temperatur von 15 ° C liegt die Entwicklungsdauer bei 31—43 Tagen, bei in 10 ° C verbrachten Zuchten zwischen 68 und 95 Tagen. *F. tergina* war die dominierende Fliegenart der Sommermonate. War genügend Anwurf vorhanden, so konnten innerhalb kürzester Zeit große Mengen Larven nachgewiesen werden. Bei zu starkem Larvenauftreten kann es zu intraspezifischer Konkurrenz kommen. Mehrfach konnte in Laborzuchten beobachtet werden, wie die Puparien frisch verpuppter Larven von anderen Larven aufgebissen und gefressen wurden. Auch Berner (1948) beobachtete, daß bei *Fucellia*-Larven Kannibalismus auftreten kann. Diese intraspezifische Konkurrenz scheint aber nur bei extremem Nahrungsmangel eine Rolle zu spielen. Dabei nimmt in der Regel die Durchschnittsgröße der Tönnchen und Imagines mit der Abnahme des Algenangebots ab. Die Puparien findet man weniger im Anwurf selbst, sondern sehr oft eingegraben in den darunter gelegenen Sandschichten. Die Tendenz sich einzugraben scheint aber vom Zustand des Anwurfs abzuhängen. In Anwurfschichten, die trockener und lockerer aufgebaut waren und die zusätzlich noch viele leere Muschelschalen enthielten, nahm der Anteil der Puparien im Substrat stark zu. Der Vorteil des Eingrabens liegt in einem Schutz vor Abspülung und vor Puppenparasiten. *F. tergina* entwickelte sich im Untersuchungsgebiet auch in reinem Rotalgen-Anwurf, was im Gegensatz zu den Beobachtungen von Remmert (1965) steht. Nach diesem Autor sollen Rotalgen u. a. für *Coelopa* und *Fucellia* giftig sein.

Die Parasiten der Strandanwurf-Fliegen

Hauptziel der Untersuchung war es, den Parasitoidenkomplex der Strandfliegen zu erfassen. Zwar wurden von einigen Autoren teilweise hohe Parasitierungsraten beobachtet (Backlund 1945, Marshall 1979), doch finden sich so gut wie keine Angaben zur Biologie der einzelnen Arten. Bei den bisher gezogenen Parasitoiden handelt es sich, mit Ausnahme des Staphyliniden *Aleochara algarum* Fauv., um Hymenopteren aus den Familien der Ichneumonidae, Braconidae, Pteromalidae, Diapriidae und Eucoilidae. Tab. 1 faßt die in der Literatur gefundenen Zuchtnachweise zusammen.

Tabelle 1: Parasitoiden, die bereits früher aus Strandfliegen gezogen wurden.

Familie	Art	Wirt	Autor
Ichneumonidae	*Gelis* sp.	*Scathophaga litorea*	Backlund 1945
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Fucellia fucorum*	Horstmann 1970
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Scathophaga litorea*	Horstmann 1970
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Scathophaga stercoraria*	Horstmann 1970
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Spathiophora hydromyzina*	Baines et al. 1949
Braconidae	*Aphaereta* sp.	*Orygma luctuosum*	Marshall 1979
	Aphaereta sp.	*Thoracochaeta zosterae*	Marshall 1979
	species indet.	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945
Pteromalidae	*Isocyrtus* sp. (?)	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945
	Eupteromalus sp.	*Orygma luctuosum*	Marshall 1979
Diapriidae	*Platymischus dilatatus* Westw.	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945
	Platymischus dilatatus Westw.	*Orygma luctuosum*	Marshall 1979
	Platymischus dilatatus Westw.	*Orygma luctuosum*	Nixon 1980
	Phaenopria cameronii Kieff.	*Heterocheila buccata*	Backlund 1945
	Trichopria agromyzae Fitch	*Thoracochaeta seticosta*	Marshall 1979
	Trichopria agromyzae Fitch	*Thoracochaeta zosterae*	Marshall 1979
	Trichopria laticeps Kieff.	*Thoracochaeta zosterae*	Backlund 1945
Eucoilidae	*Kleidotoma brevicornis* Thoms.	*Coelopa frigida*	Backlund 1945
	Kleidotoma pygmaea Dahlb.	*Fucellia* sp.	Backlund 1945
	Kleidotoma sp.	*Thoracochaeta brachystoma*	Marshall 1979
	Kleidotoma sp.	*Thoracochaeta seticosta*	Marshall 1979
Staphylinidae	*Aleochara algarum* Fauv.	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945

Die im Bereich der Kieler Förde gezogenen Arten werden in Tab. 2 dargestellt. Dabei handelt es sich nur um solche Arten, die eindeutig aus Larven bzw. Puparien von *F. tergina* oder *C. frigida* gezogen wurden. Nicht berücksichtigt wurden zum Beispiel *Gelis*-Arten (Ichneumonidae), die zwar Anfang August auf dem Anwurf vorkamen, sich aber auf keinem Entwicklungsstadium von *F. tergina* und *C. frigida* züchten ließen.

Tabelle 2: Übersicht der an der Kieler Förde gezüchteten Parasitoiden-Arten und ihre Lebensweise am Wirt. F: *Fucellia* C: *Coelopa* T: *Thoracochaeta* S: andere Strandfliegen-Gattungen D: andere saprophage und phytophage Dipteren — Literaturbefunde in Klammern.

Familie	Gattung, Art	Endop./ Ektop.	solitär/ gregär	Befallene Stadien	Laborzucht	Freiland-Wirte
Ichneumonidae	*Phygadeuon cylindraceus*	ekto	solitär	Puppen	F, C	F, C
Braconidae	*Aphaereta minuta*	endo	gregär	Larven	F, C, T	F, C, (T), (D)
	Biosteres wesmaelii	endo	solitär	Larven	—	F, (D))
	Pentapleura fuliginosa	endo	solitär	Larven	—	F, (D)
Pteromalidae	*Eupteromalus fucicola*	ekto	solitär	Puppen	F, C, T	F, C, (T)
	Spalangia erythromera	ekto	solitär	Puppen	—	F, (D)
	Urolepis maritima	ekto	solitär	Puppen	F, C	F, C, (D)
Diapriidae	*Trichopria nigra*	endo	gregär	Puppen	F, C	F, C, (D)
	Trichopria suspecta	endo	?	Puppen	—	F
Staphylinidae	*Aleochara algarum*	ekto	solitär	Puppen	—	F, C, (S)

Phygadeuon cylindraceus Ruthe (Ichneumonidae)

Die Schlupfwespe *P. cylindraceus* ist ein solitärer Tönnchenparasitoid, deren Larven sich ektoparasitisch von den Wirtspuppen ernähren. In den Proben vom Februar 1984 war diese Art mit einer absoluten Parasitierung von 2—6 %, nach *Aphaereta minuta*, am häufigsten vertreten.

Die ersten Imagines traten im Freiland Mitte April auf. Nach Horstmann (1970) sollen sie überwintern. *P. cylindraceus* gehört von den untersuchten Parasiten zu den besten Fliegern. Horstmann fand sie auch im unbewachsenen Watt der Nordseeküste vertreten (42 % aller dort gefangenen Ichneumoniden). Die 3.4—5.3 mm langen Imagines konnten bei Raumtemperatur 18—31 Tage am Leben erhalten werden. Mit maximal 42 Tagen lebten die Tiere bei 15 ° C und 12.5 ° C am längsten. Die Männchen starben in der Regel einige Tage vor den Weibchen ab. Die Paarung erfolgt unmittelbar nach dem Schlüpfen, wobei ein Männchen mehrere Weibchen begatten kann. Ein einmal begattetes Weibchen wehrt aber weitere Männchen ab. Der erste beobachtete Anstich der Wirtstönnchen erfolgte unter Laborbedingungen 18—24 Stunden nach der Paarung. Bei 15 ° C fanden die ersten Parasitierungen 5—8 Tage, bei 12.5 ° C 8—11 Tage nach der Paarung statt, bei 10 ° C konnten keine Anstiche mehr beobachtet werden. Das Anbohren der Tönnchen erstreckte sich, je nach dem Sklerotisierungsgrad der Wirtspuparien, über 5—25 Minuten. Die Eier wurden außen am Kopf, Abdomen, oder an den dünnhäutigen Extremitäten der Wirtspuppe abgelegt. Die milchigen, gelblich-weißen Eier (L: 0.5—0.6 mm, B: 0.15—0.2 mm) sind länglich oval geformt, wobei ein Ende erheblich breiter als das andere ist.

Die Junglarven schlüpften unter Laborbedingungen nach 48 Stunden (L: 0.7mm, B: 0.2 mm). Sie ernährten sich von der Hämolymphe ihrer Wirte, indem sie mit ihren Mandibeln winzige Löcher in die Puppenhaut bissen und die austretende Flüssigkeit aufnahmen. Nach einigen Tagen war die Puppe von kleinen braunen Bißstellen übersät. Auf diese Weise wurde die Wirtspuppe fast vollständig verwertet. Die Altlarven spannen sich kurz vor der Verpuppung einen Kokon, der die Innenwand des Wirts-Tönnchens auskleidete. Für die Ausbildung des Kokons scheint das Tönnchen als Ummantelung obligatorisch zu sein. Wurde das Tönnchen von der Wirtspuppe entfernt, so entwickelten sich die abgelegten Eier von *P. cylindraceus* zwar noch bis zur Altlarve, eine Verpuppung fand in den meisten Fällen jedoch nicht mehr statt. Lediglich zwei Larven verpuppten sich, allerdings ohne Ausbildung eines Kokons, und ergaben nur verkümmerte Imagines, die nach wenigen Tagen abstarben. Die Imagines von *P. cylindraceus* schlüpften aus den Wirtspuparien, indem sie ein fast rundes Loch mit einem Durchmesser von ca. 1 mm in die Tönnchenwandung bissen. Diese Schlupföffnung befand sich meist im vorderen Drittel des Wirtstönnchens. Von 40 parasitierten Puparien schlüpften nur in 2 Fällen die Parasitoiden am Hinterende des Wirtspupariums. Im Freiland können die durch *P. cylindraceus* parasitierten, aber bereits verlassenen Puparien an Hand der großen Schlupföffnung und des Kokons von anderen parasitierten Tönnchen unterschieden werden (Abb. 2).

Unter Laborbedingungen neigte *P. cylindraceus* zu Superparasitierung. Wurde einem Weibchen alle 24 Stunden nur ein Wirtspuparium angeboten, so legte es in dieses meist 6—8 Eier ab. Bei einem Angebot von 10 Tönnchen/24 h fanden sich bei den Sektionen maximal 1—3 Eier je Wirt. Trotzdem ist *P. cylindraceus* streng solitär.

Es konnte nie mehr als ein Parasitoid pro Wirtspuparium gezogen werden. Vielmehr fand eine aggressive, intraspezifische Konkurrenz statt, die nicht auf das L1-Stadium beschränkt war. Wurden auf einer freigelegten Wirtspuppe verschieden alte Parasitoiden-Larven als Nachkommen desselben Weibchens vereinigt, so überlebte stets die ältere Larve.

P. cylindraceus parasitierte pro Tag nur relativ wenige Wirte. Bei einem Angebot von 5 Puparien/Tag wurden 3—5, bei einem solchen von 20 Wirten 5—6 Wirtstönnchen befallen. Die Wirtsfindung von *P. cylindraceus* ist davon abhängig, daß die Wirts-Puparien leicht zugänglich sind. Wurden die Puparien in Laborzuchten mit einer 2—3 mm dicken Sandschicht bedeckt, so konnten sie durch die Parasitoiden-Weibchen nicht befallen werden. Auch wurden nie Imagines aus Freiland-Puparien gezogen, die im Sand vergraben waren. In Laborzuchten ließ sich *P. cylindraceus* sowohl auf *F. tergina-* als auch auf *C. frigida*-Puparien züchten. Die Zucht auf *Thoracochaeta zosterae* (Haliday) gelang nicht, wohl auf Grund der zu geringen Größe dieser Fliegenart.

Aphaereta minuta (Nees) (Braconidae, Alysiinae)

Neben *Pentapleura fuliginosa* war *Aphaereta minuta* die einzige Alysiinen-Art, die im Untersuchungsgebiet aus Strandfliegen gezogen wurde. Eine Beschreibung der Imagines findet sich bei Fischer (1967). *A. minuta* ist eine in Europa weit verbreitete Art, die nicht nur auf Strandfliegen schmarotzt, sondern auch aus verschiedenen Calliphoriden und Anthomyiiden gezogen wurde.

Es handelt sich um einen gregären Larven-Endoparasitoiden, der aber erst aus den Dipterenpuparien schlüpft. Am häufigsten waren dabei 2 bis 4 Parasiten/Wirt vertreten (Abb. 1); ihre Zahl konnte aber bis auf maximal 14 ansteigen. Die Weibchen können mit Hilfe ihres Legebohrers Wirtslarven im Algensubstrat lokalisieren. Dazu laufen sie über den Anwurf und bohren ihren Legebohrer in die Algen ein. Haben sie eine Wirtslarve gefunden, so erfolgt der eigentliche Anstich. *A. minuta* parasitiert alle drei Larvenstadien. Der Ort des Anstichs ist nur bei sehr jungen Wirtslarven in Form von kleinen braunen Stellen erkennbar. Finden sich bei den jungen Larvenstadien diese Anstichstellen über den ganzen Körper verteilt, so beobachtet man bei älteren, daß der hintere Teil der Larven beim Anstich bevorzugt wird. Oft erfolgt die Eiablage zwischen den Hinterstigmen.

Die Zahl der abgelegten Eier scheint sich nach der Größe des Wirtes zu richten. Hierzu wurden 25 Wirtslarven (L1- und L2-Stadien) für 24 Stunden mit 20 Parasitoiden-Weibchen zusammengeführt. Dabei wurden die L1-Stadien mit 0—4 und die L2-Stadien mit 5—7 Eiern pro Wirt belegt.

Eine Larve kann von mehreren Weibchen attackiert werden. In einem Fall wurde eine L3 gleichzeitig von drei *Aphaereta*-Weibchen parasitiert. Der Anstich des Wirtes führt zu einer sofortigen, 5—10 Minuten dauernden Paralyse. In dieser Zeit kann er mehrfach angestochen und belegt werden. Zumindest bei jungen Wirtslarven finden sich die Eier immer in der Nähe der Tracheenstämme, teilweise haften sie sogar an diesen. Die jungen Parasitoidenlarven entwickeln sich in einem Trophamnion, schlüpfen aber erst 1—3 Tage nach der Verpuppung des Wirtes. Die Wirtspuppe wird nun vollständig verwertet, selbst wenn nur eine Parasitoidenlarve vorhanden ist. Nach Evans (1933) soll *A. minuta* 3 Larvenstadien besitzen. Es ist nicht bekannt,

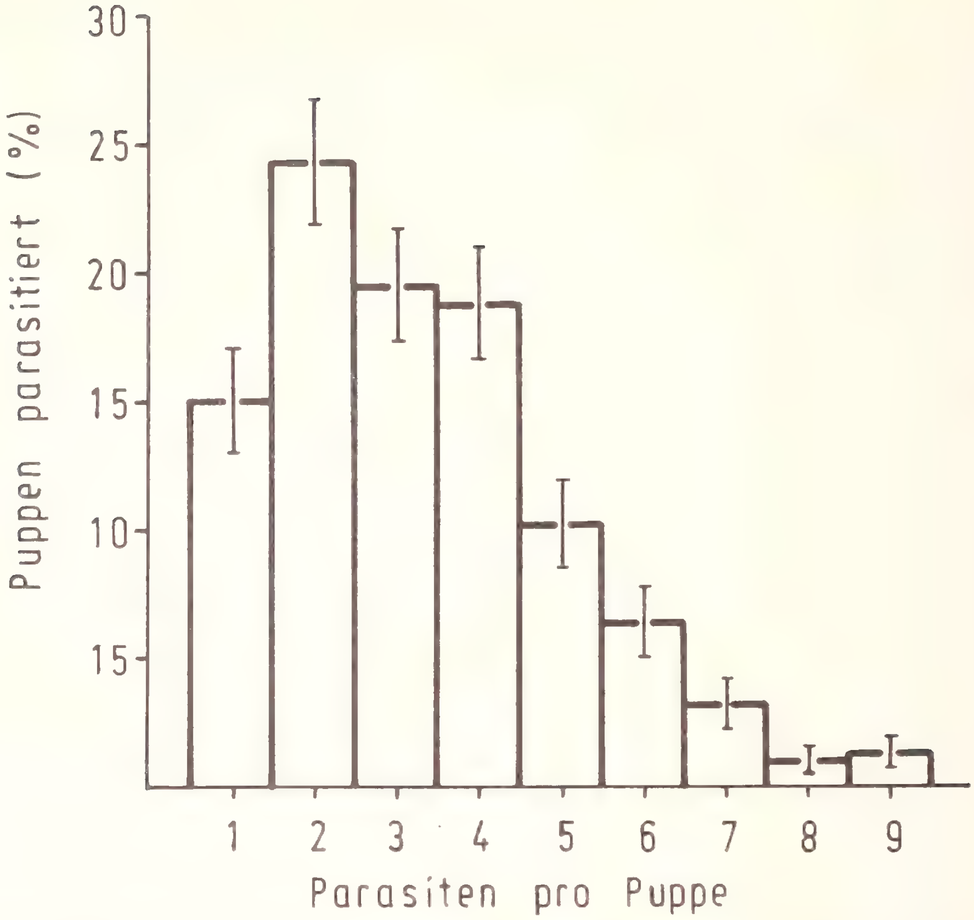


Abb.1: *Aphaereta minuta*: Anzahl der Parasitoiden pro Wirts-Puparium (*Fucellia tergina*). Kieler Förde, Februar 1984 (N = 314).

inwieweit eine intraspezifische Konkurrenz an *A. minuta* auftritt. Auffallend ist, daß *A. minuta*-Individuen in ihrer Imaginalgröße sehr variabel sind und sich diese Größe stark nach dem Grad der Wirtsbelegung und der Wirtsgröße richtet. Zusammen mit der Beobachtung, daß sich die Eizahl/Wirt nach der Größe des Wirtes richtet, scheint eine intraspezifische Konkurrenz jedoch abgeschwächt zu sein.

Die Imagines von *A. minuta* schlüpfen aus ihren Wirtspuparien, indem sie von innen her ein Loch in die Tönnchen beißen. Meistens erfolgt dies im vorderen Drittel des Pupariums, wobei in der Regel alle Parasitoiden des Tönnchens dann die gleiche Schlupföffnung benutzen. Dies dürfte auch der Grund sein, warum alle Parasitoiden eines Wirtspupariums, unabhängig von ihrer Anzahl, zum Vorderende des Wirtes ausgerichtet sind. Von 53 Fällen war lediglich in einem Fall eine von 5 Parasitoidenpuppen zur anderen Seite hin gerichtet. Die Schlupföffnungen (Abb. 2) sind unregelmäßig, wodurch sie sich von denen anderer Parasitoiden deutlich unterscheiden. Griffiths (1964) sieht in den typischen, exodonten Mandibeln der Alysiinen eine Anpassung, um sich aus den cyclorrhaphen Fliegentönnchen zu befreien. Eine zusätzliche Funktion der exodonten Mandibeln wird deutlich, wenn man berücksichtigt, daß sich ein Teil der befallenen Wirtslarven zur Verpuppung in den Sand eingräbt. In Glasröhrchen, in denen parasitierte Wirtspuparien mit einer 2 cm hohen Sandschicht überdeckt wurden, kann man beobachten, wie sich die Imagines mit Hilfe der Mandibeln einen Weg nach oben graben. Eventuell vorhandene Geschwister folgen dabei dem ersten Tier, welches die Hauptarbeit leistet. Meist schlüpfen die Parasitoiden eines Wirtspupariums innerhalb weniger Minuten.

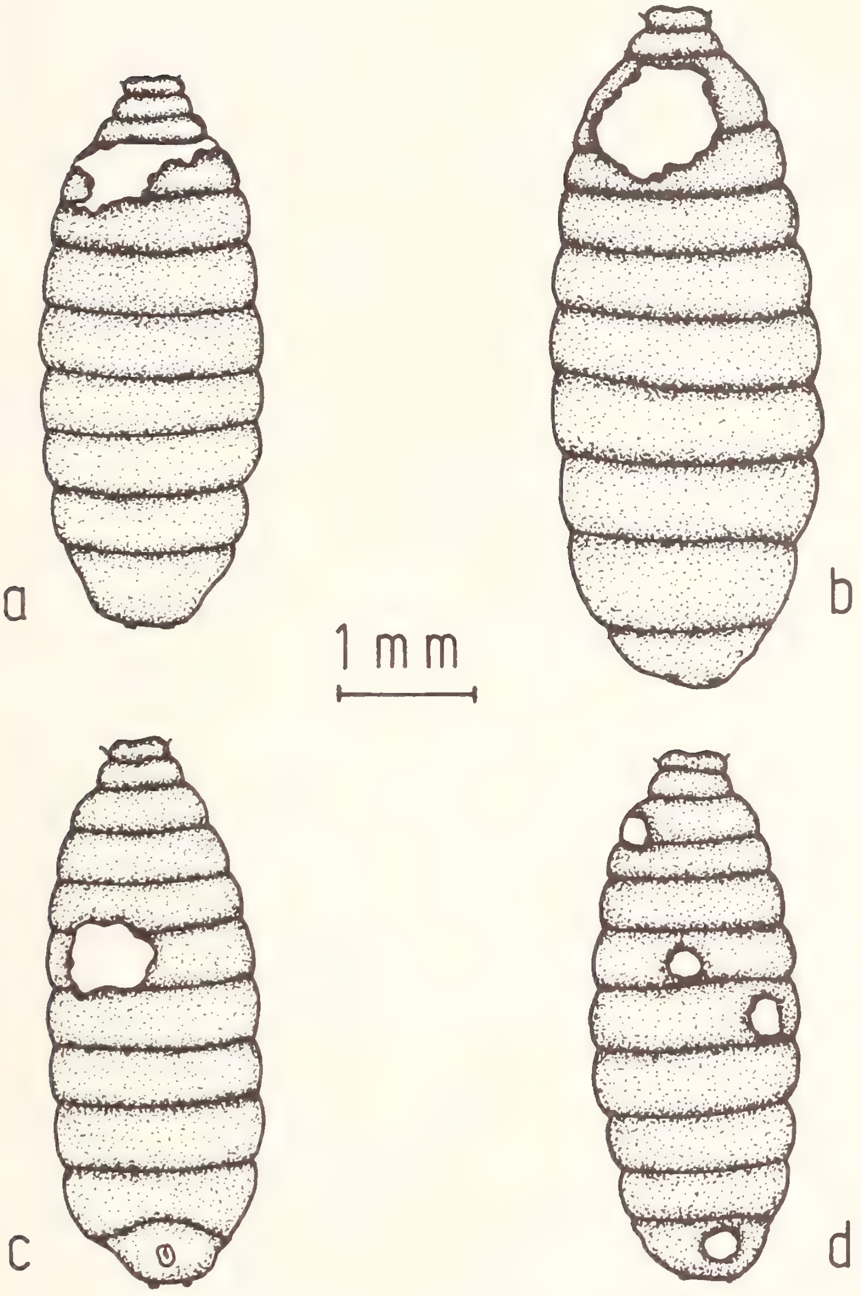


Abb. 2: Schlupföffnungen von *Aphaereta minuta* (a), *Phygadeuon cylindraceus* (b), *Eupteromalus fucicola* (c) und *Trichopria nigra* (d) in Puparien von *Fucellia tergina*.

Die Paarung erfolgt unmittelbar nach dem Schlüpfen. Häufig werden Weibchen schon von ihren männlichen Geschwistern begattet, bevor sie das Puparium verlassen haben. Diesen Geschwisterpaarungen („sib-mating") wird von Askew (1968) im Zusammenhang mit Überlegungen zum Speziationsprozeß bei Erzwespen (Chalcidoidea) eine große Bedeutung beigemessen. „Sib-mating" führt zu hohen Inzuchtraten und ist neben der arrhenotok-parthenogenetischen Fortpflanzung eine Voraussetzung für die weite Verbreitung sympatrischer Speziationsprozesse bei parasitoiden Mikrohymenopteren. Ein Männchen kann in kurzer Zeit mehrere Weibchen begatten. Ein einmal begattetes Weibchen wehrt weitere Männchen ab. Die Imagines konnten unter Laborbedingungen, bei Anbieten von feuchten Rosinen, bis zu 5 Wochen am Leben gehalten werden, wobei die Männchen 1—2 Wochen früher abstarben als die Weibchen. Die ersten Anstiche erfolgten 1—2 Tage nach Schlüpfen der Imagines, bei 10 ° C erst nach 7 Tagen. Wie ihre Wirte, so ist auch *A. minuta* in der Lage, bei tiefen Temperaturen lange in den Wirtspuparien zu überdauern. Aus Proben, die über 9 Monate bei 5 ° C gehalten wurden, schlüpften nach Überführung ins Labor immer noch Parasitoide. Das Schlüpfen war bei allen Temperaturen deutlich mit dem der Wirte synchronisiert. In keinem Fall schlüpften die Schmarotzer vor ihren Wirten.

A. minuta läßt sich in Laborzuchten auch auf *C. frigida* züchten. Eine Zucht auf *Drosophila* spp., *Chrysomya varipes* (Macq.) (Calliphoridae) und *C. rufifacies* (Macq.) gelang nicht. Zwar erfolgten bei den *Chrysomya*-Arten Anstichversuche, jedoch keine Eiablagen. Möglicherweise wurde eine erfolgreiche Eiablage durch die dicke Cuticula oder die heftigen Abwehrbewegungen dieser großen Maden verhindert. Evans (1933) beobachtete Anstiche nur bei den ersten beiden Larvenstadien von Calliphoriden. Selbst bei einem erfolgreichen Anstich erscheint das Schlüpfen der Parasitoiden-Imagines fraglich, da die Puparien dieser Arten sehr hart sind. So konnte Wingo (1970) zeigen, daß bei *A. pallipes* (Say) der Schlupferfolg stark von der Dicke des befallenen Pupariums abhängt.

Eupteromalus fucicola (Walker) (Pteromalidae)

Bei *E. fucicola* handelt es sich um einen solitären Tönnchenparasitoiden, der sich ektoparasitisch von den Wirtspuppen ernährt. In England sind die Imagines dieser Art von Ende Juni bis September (gelegentlich Oktober) an den Küsten vertreten (Graham 1969). Im Untersuchungsgebiet konnten nur wenige Adulte gefangen werden. Diese hielten sich bevorzugt im trockeneren, lockeren Anwurf auf. In den Freilandproben vom Februar 1984 war *E. fucicola* mit einer absoluten Parasitierung von 0.3—2 % vertreten. Im Frühjahr und Sommer 1984 konnte keine Parasitierung nachgewiesen werden; diese stieg erst wieder im Spätsommer auf maximal 2 % an. Parasitierte Puparien fanden sich nie in den nassen Anwurflagen, sondern nur in den trockeneren Bereichen, wo die Wirtspuparien für die Parasitenweibchen leichter zugänglich waren. Im Sand eingegrabene Wirtspuparien waren ebenfalls nicht parasitiert. Frisch geschlüpfte Imagines konnten bei Raumtemperatur 22—35 Tage gehalten werden. Bei 15 ° C lebten die Tiere maximal 57 Tage, bei 10 ° C 83 Tage. Auch hier starben die Männchen einige Tage früher als die Weibchen ab.

E. fucicola konnte im Labor sowohl auf Puparien von *F. tergina* und *C. frigida* als auch auf *T. zosterae* gezüchtet werden. Sie paarten sich innerhalb von 24 h nach dem Schlüpfen. Der erste Anstich der Wirte erfolgte bei Raumtemperatur 1—2 Tage nach der Paarung. Im Gegensatz zu *P. cylindraceus* findet eine Parasitierung der Wirte auch noch bei 10 ° C statt, allerdings erst nach einer Präovipositionsperiode von 17—19 Tagen. Das Anbohren des Wirtstönnchens kann an der ganzen Oberseite erfolgen, bevorzugt aber an den beiden Enden. Zunächst wird das Puparium mit den Fühlern systematisch abgetastet, wobei auch der Legebohrer mehrmals angesetzt wird, ohne aber die Bohrung zu vollenden. Hat das Weibchen eine geeignete Stelle gefunden, so erfolgt der eigentliche Anstichvorgang. Dieser erstreckt sich, einschließlich der Eiablage, über 5—10 Minuten, kann aber auch länger als 60 Minuten dauern und hängt stark vom Sklerotisierungsstadium des Wirtstönnchens ab. Oft lag die Anstichstelle in den Intersegmentalbereichen des Tönnchens. In einigen Fällen setzte das Weibchen nach der Eiablage seinen Legebohrer erneut kurz rund um die Bohrstelle an. Dabei handelt es sich möglicherweise um eine Markierung des Pupariums zur Vermeidung einer Superparasitierung.

Einige *Eupteromalus*-Weibchen betrieben ein „host feeding". In solchen Fällen dauerte das Anbohren des Wirtes länger als üblich. Nach Herausziehen des Legebohrers trat ein Tropfen Hämolymphe aus, den das Parasitoiden-Weibchen aufleckte. Dieses „host feeding" scheint aber nicht obligatorisch zu sein, da es nicht bei allen untersuchten Weibchen zu beobachten war. Meist parasitierten die Weibchen kurz darauf ein anderes Wirtspuparium, auf dem dann die eigentliche Eiablage erfolgte. In einem Fall wurden die Eier auch auf dem Puparium abgelegt, auf dem das „host feeding" stattgefunden hatte.

Bei jedem Anstich wurden 1—3 Eier abgelegt. Ein Puparium konnte auch mehrmals angestochen und mit Eiern belegt werden. Ob mehrere Weibchen das gleiche Puparium parasitieren, konnte nicht ermittelt werden. Die Eier sind, ähnlich denen von *P. cylindraceus*, spitz oval und milchig-weiß gefärbt, aber nur 0.4 mm lang und 0.2 mm breit und werden ohne irgendwelche Verankerungsmechanismen auf der Puppe abgelegt. Die Larven ernähren sich auf die gleiche Weise wie jene von *P. cylindraceus*. Sie lassen sich leicht von *Aphaereta*- und *Phygadeuon*-Larven unterscheiden, da ihr Körper stark milchig-weiß getrübt ist und die inneren Organe nur schwach durch die Cuticula scheinen. Die Fettkörperzellen sind über den ganzen Körper verteilt und weisen keine regelmäßige Anordnung auf.

Die Larvalentwicklung kann bei *E. fucicola* wesentlich besser als bei *P. cylindraceus* beobachtet werden, da sich die Larven der Erzwespe leichter auf Wirtspuppen ziehen lassen, deren Tönnchen entfernt wurde. Die Altlarven verpuppten sich in den meisten Fällen ohne Vorhandensein eines Tönnchens auf der braunen, matschigen Wirtspuppe. Bei *E. fucicola* wird die Wirtspuppe nie ganz verwertet. Bei 20 ° C betrug die Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Schlüpfen der Imagines 16—20 Tage, bei 15 ° C 36—38 Tage. Bei 10 ° C entwickelten sich zwar die Eier innerhalb von 6—7 Wochen bis zur Altlarve, doch schlüpften keine Imagines. Daraus kann gefolgert werden, daß *E. fucicola* als Altlarve oder Puppe überwintert. Aus den Freilandproben schlüpfte stets nur ein Parasitoid pro Wirtspuparium. Wurden den Weibchen in Laborzuchten nur wenige Wirte über längere Zeit angeboten, so nahm der Anteil von 2 überlebenden Parasitoiden/Wirtspuparium stark zu. Danach wäre *E. fucicola* ein potentiell gregärer Parasit, bei dem eine intraspezifische Konkurrenz zwischen den Larvenstadien nicht so stark ausgeprägt ist wie bei *P. cylindraceus*. In den Laborzuchten machte sich eine auffallend hohe Mortalität bemerkbar, die bis auf 70 % ansteigen konnte. Dies dürfte im Zusammenhang mit der nicht vollständig verwerteten Wirtspuppe stehen, die sehr leicht verpilzt und stark verjaucht. Die Verflüssigung der Wirtspuppen bewirkt, daß die schlüpfenden Parasitoiden häufig regelrecht in dem Wirtspuparium „ertrinken". *E. fucicola* kann über längere Zeit Wirte befallen. Ein Weibchen, dem alle 24 Stunden 5 Wirtspuparien angeboten wurden, parasitierte diese auch noch am 24.—28. Tag des Tests.

E. fucicola kann nicht nur auf Dipterenpuppen schmarotzen, sondern ist auch ein fakultativer Hyperparasit von *A. minuta*. So wurde in Laborzuchten ein Tönnchen von *F. tergina*, in dem sich 4 Puppen von *A. minuta* befanden, mit 4 Eiern belegt, jede *Aphaereta*-Puppe mit jeweils einem Ei. In einem anderen Fall enthielt ein *Fucellia*-Tönnchen 6 *Aphaereta*-Puppen und 2 Altlarven von *E. fucicola*. 4

Aphaereta-Puppen wurden von *Eupteromalus* gefressen, die beiden anderen schlüpften 2 Tage vor den beiden *Eupteromalus*-Individuen. Dies ist nicht nur ein Labor-Artefakt, sondern kann auch im Freiland auftreten. So fand sich bei Sektionen ein *Fucellia*-Tönnchen, welches jeweils eine Imago von *A. minuta* und *E. fucicola* enthielt, die allerdings nicht geschlüpft waren.

Urolepis maritima (Walker) (Pteromalidae)

U. maritima konnte nur in wenigen Exemplaren aus Freiland-Puparien von *F. tergina* gezogen werden. Auch diese Art ist ein solitärer Tönnchenparasit, der ektoparasitisch auf den Wirtspuppen schmarotzt. Die Imagines schlüpften in Laborzuchten 3—4 Wochen nach der Eiablage. Die Schlupföffnungen gleichen denen von *E. fucicola*. Sie sind von runder Form, mit einem Durchmesser von ca. 0.9 mm, und können nicht ohne weiteres von *Eupteromalus*-Schlupflöchern unterschieden werden. Eine Trennung war nur dann möglich, wenn die Puppenhaut des Parasitoiden, besonders Teile der Fühler, im Tönnchen verblieben. Die Enden der *Urolepis*-Antennen sind dicker ausgebildet als die von *E. fucicola*. Ähnlich wie bei *E. fucicola* traten die Imagines von *U. maritima* im Untersuchungsgebiet nur in solchen Anwurfbereichen auf, die trockener und lockerer, bzw. mit Miesmuschel-Schalen vermischt waren. Auch diese Art scheint nur selten zu fliegen, meist flüchten die Tiere laufend oder springend. *U. maritima* wurde in England, Irland, Dänemark, Schweden, Deutschland, Rumänien und der Tschechoslowakei nachgewiesen (Graham 1969). Nach dem gleichen Autor wurde diese Art im Binnenland aus Puparien von *Themira putris* (L.) (Sepsidae) und aus solchen von Ephydriden im Anspülicht von Wasserlinsen und Algenfarn gezogen. Dabei traten die Imagines im Mai und August—September auf.

Sonstige Parasitoide

In diesem Abschnitt werden alle jene Arten aufgeführt, die entweder nur in einzelnen Individuen gezogen wurden und/oder nicht gezüchtet werden konnten, so daß keine oder nur beschränkte Aussagen über ihre Biologie möglich sind. Da die meisten Zuchten als Einzelzuchten angelegt waren, sollten die Wirtsangaben aber gesichert sein. Zumindest bei *Biosteres wesmaelii* (Haliday), *Pentapleura fuliginosa* (Haliday) und bei *Spalangia erythromera erythromera* Först. bleibt die Frage offen, ob diese Arten häufiger im Bereich des Strandanwurfs vertreten sind, oder ob es sich hier um Zufallsparasitierungen von zugewanderten, polyphagen Parasitoiden handelt.

Trichopria nigra (Nees) (= *T. inermis* (Kieffer)) (Diapriidae) wurde aus Freiland-Proben lediglich einmal Mitte August 1984 gezogen. Dabei schlüpften aus einem *F. tergina*-Puparium 9 Imagines, 5 Weibchen und 4 Männchen. Die erste Paarung erfolgte 36 Stunden nach dem Schlüpfen. *T. nigra* ist ein gregärer Puppen-Endoparasit. Etwa 4 Tage nach dem Schlüpfen begannen die Weibchen Tönnchen von *F. tergina* und *C. frigida* anzustechen. Puparien von *T. zosterae* wurden nicht parasitiert. Bei Sektionen fanden sich 5—8 sehr kleine Eier innerhalb der Wirtspuppe. In Proben, die später seziert wurden, konnten bis zu 18 Parasitoiden-Puppen in Tönnchen von *F. tergina* und bis zu 22 Puppen in solchen von *C. frigida* nachgewiesen werden. Sie hatten nur einen Teil des Wirtes verwertet und lagen in den feuchten Resten. Unter Laborbedingungen schlüpften die ersten Imagines 4—5 Wochen nach der Eiablage. Die runden Schlupföffnungen in der Wandung der Puparien sind sehr klein und somit leicht von denen anderer Parasitoiden zu unterscheiden. Außerdem erzeugen die Imagines von *T. nigra* in einem Puparium mehrere Schlupföffnungen, die sich über das ganze Tönnchen verteilen (Abb. 2). Nach Nixon (1980) findet sich *T. nigra* in England, Deutschland, Schweden, in der Schweiz und Frankreich und wurde bislang aus Puparien von *Brachicoma devia* (Fallén) (Sarcophagidae), aus Nestern von *Bombus pascuorum* (Scop.) sowie aus Puparien von *Mesembrina meridiana* (L.) (Muscidae) und *Lucilia sericata* (Meig.) (Calliphoridae) gezogen.

Trichopria suspecta (Nees) (= *T. cystera* (Ruthe) (Diapriidae): 15 Individuen dieser Art schlüpften aus einer Massenprobe von *F. tergina*-Puparien, die Mitte Oktober 1984 eingebracht wurde. Aus weiteren Proben konnte *T. suspecta* nicht gezogen werden.

Biosteres wesmaelii (Haliday) (Braconidae) fand sich in den Proben vom Februar 1984 lediglich in einem Exemplar und trat im weiteren Jahresverlauf nicht mehr auf. Nach Thompson (1953) wurde *B. wesmaelii* in Frankreich aus Puparien der Rübenfliege *Pegomya hyoscyami* (Panzer) (Anthomyiidae) und in Kiel aus solchen der Ampferfliegen (*P. bicolor* (Wied.), *P. nigritarsis* (Zett.)) (Schneeberg, mdl. Mitt.) gezogen. Mit Sicherheit handelt es sich um einen Larvenparasiten, der erst aus dem Wirtspuparium schlüpft, wie dies für alle Opiinae typisch ist.

Auch von *Pentapleura fuliginosa* (Haliday) (Braconidae) wurden nur aus den Februar-Proben 2 Exemplare gezogen. Nach Fischer (1970) wurde diese Art aus *Scaptomyza ?disticha* Duda [Syn. von *pallida* (Zett.)] (Drosophilidae) im Rheinland erhalten. Sie ist in Irland, England, Deutschland, Polen und Österreich verbreitet und ein Larvenparasit, der aber, wie alle Alysiinen, erst aus den Wirtspuparien schlüpft.

Spalangia erythromera erythromera Förster (Pteromalidae) schlüpfte nur vereinzelt aus den Winterproben von *F. tergina*; eine Weiterzucht gelang nicht. Als weiterer Wirt wird bei Graham (1969) *Lonchaea cariecola* Czerny [Syn. von *fugax* Becker] (Lonchaeidae) genannt. In München fanden sich Individuen an Fenstern in der Nähe von Tierkadavern, die für Sammlungen präpariert wurden, in der Tschechoslowakei in Ställen in der Nähe von Dunghaufen. In England beobachtete Graham Imagines auf Blüten von Umbelliferen, besonders auf *Angelica sylvestris* und in der Nähe von Weidetieren. Offenbar handelt es sich bei *S. e. erythromera* um einen Parasiten, der weit verbreitet ist und Puparien von Dipteren in verrottenden tierischen und pflanzlichen Substraten parasitiert.

Larven der Gattung *Aleochara* Fauv. (Coleoptera, Staphylinidae) leben im Strandanwurf ektoparasitisch von Dipterenpuppen in deren Puparien. In England konnten 5 Arten dieser Gattung im Strandbereich nachgewiesen werden (Moore & Legner 1976). *A. algarum* Fauv. wird von Backlund (1945) von den schwedischen Küsten erwähnt. Aus den Winterproben 1984 konnte ein Exemplar von *A. algarum* aus *F. tergina* gezogen werden. Möglicherweise waren die meisten Imagines zu diesem Zeitpunkt bereits geschlüpft. Erst im Spätsommer traten wieder erste Exemplare in Puparien von *F. tergina* und *C. frigida* auf. Ende September war *A. algarum* in einer Probe von *F. tergina* mit ca. 6 % Befall vertreten. *A. algarum* war im Untersuchungsgebiet der einzige Puppenparasit, der auch Puparien, die im Sand eingegraben waren, befallen konnte. Eine ausführliche Übersicht über die parasitoiden Aleocharinae und ihre Wirte findet man bei Peschke & Fuldner (1977).

Diskussion

Der Lebensraum Strandanwurf kann, wie auch Dung, Aas oder Pilze, zu den unvorhersagbaren Ressourcen gerechnet werden. Eine „unpredictable resource" stellt besondere Anforderungen an die sie ausbeutenden Organismen. So ist der Strandanwurf in Bezug auf Häufigkeit, Ausmaß, Lagekonstanz und Zusammensetzung zeitlich und räumlich großen Schwankungen unterworfen und durch ein stetiges An- und Abspülen gekennzeichnet. Dazwischen liegen oft wochenlange Perioden, in denen der Anwurf ganz fehlt. Je nach Ausmaß kann man zwei Typen unterscheiden: größere Anwurfhaufen, die ein eigenes Mikroklima aufweisen, und dünne Bänder, die besonders in den oberen Bereichen des Strandes rasch austrocknen.

Im Kieler Raum konnten nur *Fucellia tergina*, *Coelopa frigida* und *Thoracochaeta* spp. als charakteristische Anwurf-Fliegen nachgewiesen werden. Das Fehlen von weiteren Arten, wie z. B. *Coelopa pilipes* Hal., *Heterocheila buccata* und *Orygma luctuosum*, dürfte an der geringen Lagekonstanz und an der Zusammensetzung des Anwurfs liegen. So dominierten im Kieler Raum zum Zeitpunkt der Untersuchungen vor allem Grün- und Rotalgen, während Braunalgen (ein bevorzugtes Brutsubstrat für viele Arten) nur in geringen Mengen vertreten waren.

Die Anwurffliegen sind morphologisch und ökologisch an die unvorhersagbare Ressource „Strandanwurf" angepaßt. Imagines von *C. frigida* und *F. tergina* sind durch ihre relativ lange Lebenserwartung von 2—3 Monaten in der Lage, auch längere Zeiten ohne Brutsubstrat zu überbrücken. Hinzu kommt, daß Wanderflüge (wie bei Coelopiden nachgewiesen) und eine kurze Larvalentwicklung (begünstigt durch hohe Substrattemperaturen) ein rasches Auffinden und Ausnutzen der Ressource garantieren. Außerdem erzeugen alle untersuchten Arten mehrere Generationen pro Jahr. Dadurch, daß sich die Larven teilweise im Sand verpuppen, wird bei ungünstigen Witterungsbedingungen ein Abspülen der Population vermieden, und es verbleiben zumindest einige Individuen zum Neuaufbau. Das Verpuppen im Sand schützt zusätzlich vor den meisten Tönnchenparasiten. Nur *Aleochara* spp. sind in der Lage, eingegrabene Puparien zu befallen.

Als Antagonisten der „Strandfliegen" sind die Parasiten mit 10 gezogenen Arten relativ artenreich. Von diesen dominierten vor allem *Aphaereta minuta*, *Phygadeuon cylindraceus*, *Eupteromalus fucicola* und *Urolepis maritima*. Allerdings waren auch deren Parasitierungsraten im Jahresgang relativ gering. Fand sich bei überwinternden Dipteren-Puparien im Februar 1984 noch eine Parasitierungsrate durch *A. minuta* von bis zu 46 %, so lag die Befallsrate in der neuen Wirtsgeneration im Frühjahr nie über 10 % und stieg bei den Sommerbruten erst Mitte September auf 15 % an. Dies galt auch für *P. cylindraceus*, *E. fucicola* und *U. maritima*, deren Parasitierungsraten vom Frühling bis zum Herbst 1984 nie das 3%-Niveau überschritten.

Die Parasiten sind, mit Ausnahme von *Aleochara algarum*, viel weniger an diese unvorhersagbare Ressource angepaßt als ihre Wirte. Anscheinend können sie nur dann größere Populationen aufbauen, wenn Anwurf mit einem ausreichenden Wirtsangebot über einen längeren Zeitraum verfügbar ist, während dem sich die Population „aufschaukeln" kann. Dies zeigen sowohl eigene Aufsammlungen im Spätwinter 1983/84 wie auch Angaben von Backlund (1945), wonach Puparien von *H. buccata* zu 86.1 % parasitiert waren. Ebenso berichtet Ardö (1957), allerdings ohne Angaben von Daten, daß in tiefgründigen Anwurfhaufen, in denen sich mehrere Generationen von *C. frigida* entwickelten, ein starker Anstieg der Parasitierung zu verzeichnen war. Er vermutet, daß in solchen Fällen ein Abschwemmen ganzer Wirts-Populationen und eine damit notwendigerweise verbundene Neubesiedlung für die Wirte durchaus vorteilhaft sein kann, um den Parasiten möglichst zu „entkommen".

Ein weiterer Grund für geringe Parasitierungsraten dürfte in der Struktur des Anwurfs liegen. Wie bereits erwähnt, herrschte im Untersuchungsgebiet vorwiegend ein sehr nasser Anwurf vor, der auch oft wieder abgespült wurde. Hinzu kommt die Schwierigkeit für die Tönnchenparasiten, in der Sandschicht eingegrabene Wirtspuparien zu lokalisieren.

Die im Strandanwurf nachgewiesenen Parasiten kann man in zwei Gruppen einteilen: Arten, die an die Meeresstrände gebunden sind, (*P. cylindraceus*, *E. fucicola*, *A. algarum*), und Arten, die auch landeinwärts im Anspülicht von Binnenseen bzw. in anderen saproben Lebenräumen vorkommen (*A. minuta*, *Biosteres wesmaelii*, *Pentapleura fuliginosa*, *U. maritima*, *Trichopria nigra*, *Spalangia erythromera*). So ist *A. minuta* auch aus aas- und exkrementbewohnenden Schmeißfliegen bekannt und kann bei einem Mangel an Strandanwurf landeinwärts auf solche Habitate ausweichen. *E. fucicola* scheint stärker an den Strandbereich gebunden zu sein. Diese Art schmarotzt aber auf verschiedenen Dipterenfamilien und ist deshalb von der Abundanz einzelner Arten unabhängig. Auch *P. cylindraceus* befällt verschiedene Dipterenfamilien. Hinzu kommt eine ausgeprägte Vagilität (Horstmann 1970), die dieser Art das Aufsuchen geeigneter Wirtsaggregationen erleichtert.

Der Larvenparasit *A. minuta* war zum Zeitpunkt der Untersuchung die dominierende Art, deren biologischer Vorteil in dem Vermögen liegt, auch Wirte in den tiefgründigeren feuchten Anwurflagen zu lokalisieren. Eine Hilfe sind hierbei die exodonten Mandibeln, die den Grabvorgang unterstützen. Trotzdem lag aber auch bei dieser Art die Parasitierungsrate in trockeneren Anwurfbereichen über der von den nassen Schichten. So waren Mitte September 1984 im nassen Bereich nur 2.1 % der *F. tergina*-Larven befallen, in einer trockeneren Zone, nur 50 m davon entfernt, jedoch 14.8 %. Ähnliches ließ sich auch in den Vormonaten beobachten (Mitte Juni: 1.3 % zu 7.1 %; Mitte August: 0.9 % zu 8.1 %; Anfang September: 0 % zu 4.2 %). Die anderen untersuchten Tönnchen-Parasitoide waren in noch stärkerem Maße auf trockenere und lockere Bereiche angewiesen. Hier verpuppte sich ein größerer Anteil der Wirte im Anwurf als im Sand, wo sie von den Parasitoiden nicht lokalisiert werden konnten.

Im Bereich des Strandanwurfs sind neben Larvenparasiten auch Puparien-Parasiten vertreten. Die meisten Schmarotzer sind solitär, nur *A. minuta* ist eindeutig gregär, *E. fucicola* kann als potentiell gregäre Art eingestuft werden. Die untersuchten Parasiten sind alle oligophag bis polyphag. Dabei ist eine ökologische Wirtsspezifität, also eine Einnischung auf Fliegen verschiedener Familien, aber des gleichen Lebensraumes, stärker ausgeprägt als eine Spezialisierung auf taxonomisch verwandte Wirte. In diesem Zusammenhang bliebe zu untersuchen, ob z. B. Individuen einer *A. minuta*-Population auf Dung im Vergleich zu solchen aus dem Strandanwurf noch zu derselben Art gerechnet werden können. Hierzu könnten vergleichende Tests der Wirtsspezifität und der Parasitierungs-Effektivität sowie elektrophoretische und populationsgenetische Untersuchungen Aufschluß geben.

Der Parasitenkomplex der Strandfliegen kann in seiner Zusammensetzung mit dem Parasitenspektrum dung- und aasbewohnender Dipteren verglichen werden. So findet man in diesen Lebensräumen Vertreter der gleichen Familie (z. B. verschiedene Alysiinen), der gleichen Gattung (z. B. *Phygadeuon*, *Spalangia*, *Urolepis* und *Aleochara*) bzw. sogar identische Arten wie *A. minuta* (vergl. Legner et al. 1976, Thompson 1953), was die ökologische Ähnlichkeit solcher Kleinlebensräume unterstreicht.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich herzlich bei Herrn Prof. Dr. H. Pschorn-Walcher bedanken, der mir bei der Konzeption und Durchführung der Arbeit hilfreich zur Seite stand. Des weiteren gilt mein Dank Herrn Dr. F. Sick, der mich in allen technischen Fragen unterstützte. Für die freundliche Hilfe bei der Determination der parasitischen Hymenopteren danke ich den Herren Dr. R. R. Askew (Manchester), Dr. K. Horstmann (Würzburg), Dr. L. Huggert (Lund) und Dr. M. Fischer (Wien).

Zusammenfassung

Im Anwurf der Kieler Förde wurden 1984 die dort dominierenden Strandfliegen-Arten *Fucellia tergina* (Zett.) (Anthomyiidae) und *Coelopa frigida* (F.) (Coelopidae) auf ihre Parasiten hin untersucht. Insgesamt konnten 10 Parasitoiden-Arten gezogen werden. Davon wurden 5 parasitische Hymenopteren, die gleichzeitig die Hauptparasiten darstellen, in Laborzucht gebracht und ihre Biologie näher studiert. Es handelt sich um den Larvenparasiten *Aphaereta minuta* (Nees) (Braconidae) und um die Puppenparasiten *P. cylindraceus* Ruthe (Ichneumonidae), *Urolepis maritima* (Walk.), *Eupteromalus fucicola* (Walk.) (Pteromalidae) und *Trichopria nigra* (Nees) (Diapriidae). Die Parasiten *Biosteres wesmaelii* (Hal.), *Pentapleura fuliginosa* (Hal.) (Braconidae), *Spalangia erythromera erythromera* Först. (Pteromalidae), *Trichopria suspecta* (Nees) (Diapriidae) und *Aleochara algarum* Fauv. (Staphylinidae) traten nur in wenigen Exemplaren auf. Bedingt durch die Sturmfluten im Februar 1984 wurden große Teile der überwinternden Populationen abgeschwemmt. Dies könnte der Grund dafür gewesen sein, daß Parasitierungsraten von maximal 46 % durch *A. minuta* in überwinternden Puparien von *F. tergina* später nicht mehr auftraten. Vielmehr baute sich die Parasitenpopulation nur langsam wieder auf und erreichte im Herbst 1984 eine maximale Parasitierungsrate von 15 %. Zudem konnte gezeigt werden, daß die Parasitierung abhängig von der Zusammensetzung des Anwurfs ist.

Literatur

Ardö, P. (1957): Studies in the marine shore dune ecosystem with special reference to the Dipterous fauna. — Opusc. ent., Suppl. 14: 1—225.

Askew, R. R. (1968): Considerations on speciation in Chalcidoidea. — Evolution 3: 642—645.

Backlund, H. O. (1945): Wrackfauna of Sweden and Finland. — Opusc. ent., Suppl. 5: 1—236.

Baines, S. & L. H. Finlayson (1949): Record of an Ichneumon attacking *Spathiophora* (Dipt. Cordyluridae) in sewage filter beds. — Ent. mon. Mag. 85: 150—151.

Berner, L. (1948): Ethologie de *Fucellia maritima*. — Bull. Mus. Hist. natur. Marseille 4: 183—201.

Dobson, T. (1974): Studies on the biology of the kelp-fly *Coelopa* in Great Britain. — J. nat. Hist. 8: 155—177.

— (1976): Seaweed flies (Diptera: Coelopidae, etc.). — In: Cheng, L. (Ed.): Marine insects, North-Holland Pub. Comp., Amsterdam.

Dürkop, H. (1934): Die Tierwelt der Anwurfzone der Kieler Förde. — Schr. Naturwiss. Verein Schlesw.-Holst. 20: 480—540.

Egglishaw, H. J. (1960): Studies on the Family Coelopidae (Diptera). — Trans. R. entomol. Soc. London 112: 109—140.

— (1961): Mass migrational flights of *Coelopa frigida* (Fabricius) and *Coelopa pilipes* Haliday (Diptera, Coelopidae) and *Thoracochaeta zosterae* Hal. (Diptera, Sphaeroceridae). — Entomologist, Jan.: 11—18.

Evans, A. (1933): Comparative observations on the morphology and biology of some Hymenopterous parasites of carrion-infesting Diptera. — Bull. ent. Res., 24: 385—405.

Fischer, M. (1967): Revision der Burgenländischen Arten der Gattung *Synaldis*, *Aphaereta* und *Alysia* (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae). — Wiss. Arbeiten Bgld. 38: 92—135.

— (1970): Die Alysiini der Steiermark (Hymenoptera, Braconidae). — Mitt. Abt. Zool. Bot. Joanneum 34: 1—44.

Graham, M. W. R. De V. (1969): The Pteromalidae of Northwestern Europe (Hymenoptera, Chalcidoidea). — Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), Ent. Suppl. 16.

Griffiths, G. C. D. (1964): The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). I. General questions of taxonomy, biology and evolution. — Beitr. Ent., 14: 823—914.

Hennig, W. (1976): Anthomyiidae. — In: Lindner, E. (Ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region, Bd. VII, 1, Schweizerbart, Stuttgart.

Horstmann, K. (1970): Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. — Oecologia (Berl.) 4: 29—73.

Legner, F. F., I. Moore & G. S. Olton (1976): Tabular keys & biological notes to common parasitoids of synanthropic Diptera breeding in accumulated animal wastes — Ent. News, 87, 3 & 4: 113—144.

Marshall, S. A. (1979): A study of the wrack Diptera community at St. Andrews. — New Brunswick M. Sc. Thesis, Carleton Univ., Ottawa, Ontario.

Möller, J. (1965): Ökologische Untersuchungen über die terrestrische Arthropodenfauna im Anwurf mariner Algen. — Z. Morph. Ökol. Tiere 55: 530—586.

Moore, I. & E. F. Legner (1976): Intertidal rove beetles (Coleoptera; Staphylinidae). — In: Cheng, L. (Ed.), Marine insects, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam.

Nixon, G. E. J. (1980): Diapriidae (Diapriinae) (Hymenoptera, Proctotrupoidea). Handbooks for the Identification of British Insects, Vol. VIII, Part 3, Roy. Ent. Soc. London.

Peschke, K. & D. Fuldner (1977): Übersicht und neue Untersuchungen zur Lebensweise der parasitoiden Aleocharinae (Coleoptera; Staphylinidae). — Zool. Jb. Syst., 104: 242—262.

Remmert, H. (1955a): Ökologische Untersuchungen über die Dipteren der Nord- und Ostsee. — Arch. Hydrobiol. 51: 1—53.

— (1955b): Substratbeschaffenheit und Salzgehalt als ökologische Faktoren für Dipteren. — Zool. Jb. Syst. 83 (6): 453—474.

— (1960a): Der Strandanwurf als Lebensraum. — Z. Morph. Ökol. Tiere 48: 461—516.

— (1960b): Lebensformtypen bei Strandfliegen. — Zool. Anz. 165: 432—438.

— (1961): Zur Kenntnis von *Coelopa pilipes* Haliday (Diptera, Coelopidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin 37 (1): 147—158.

— (1965): Distribution and ecological factors controlling distribution of the European wrack fauna. — Bot. Gothobergensia III. Proc. V. Marine Biol. Symp. Gotheberg: 179—184.

Strenzke, K. (1963): Die Arthropodensukzession im Strandanwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen. — Pedobiologia 3: 95—141.

Thompson, U. (1951): Studies on the genetics and ecology of *Coelopa frigida* (Fabricius). Ph. D. Thesis, Univ. Durham.

Thompson, W. R. (1953): A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pests. — Section 1 (Parasite Host Catalogue), Part 2 (Parasites of the Dermaptera and Diptera).

Wingo, C. W. (1970): Laboratory adaptation of an indigenous braconid parasite to the face fly. — J. econ. Entomol. 63: 748—751.

Werner Heitland, Lehrstuhl für Ökologie, Zoologisches Institut der Universität Kiel, Biozentrum, D-2300 Kiel.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 147—152	Bonn, August 1988

Zur Ökologie der Hochmoorlibellen

Wolfgang Dreyer

Abstract. Ecological aspects of dragonflies inhabiting sphagnum bogs. — Eleven per cent of the European dragonflies are inhabitants of sphagnum bogs. The following factors are prominent in influencing the life of dragonflies in these extreme habitats: strong fluctuations of acidity, pronounced fluctuations of temperature during day and night, low secondary production, deficiency of vertical plant structures and the isolation of these habitat islands. Several adaptations of dragonflies living in moorlands are discussed. The two-dimensional plant structure of moorland ponds is considered to be an important factor hindering immigration. Moorland waters becoming eutrophic exhibit more vertical plant structures and thus also more immigrating species with endophytic oviposition habits.

Key words. Odonata, sphagnum bogs, adaptations.

Einleitung

Libellen haben sich als hochmobile Insekten fast alle limnischen Lebensräume erschlossen. Die unterschiedliche Ausprägung aquatischer Biotope und die Variabilität ihrer abiotischen und biotischen Faktoren lassen sich gut an den Lebensformtypen der Libellen ablesen. Wir finden darunter Spezialisten und Generalisten. Bei der Darstellung von Adaptionsleistungen ist vor allem die Betrachtung von Extremstandorten, wie Hochmoore für Libellen, interessant. Die Biologie von Moorlibellen ist gut untersucht (Schmidt, 1964). Im Zuge faunistischer Erfassungen liegen zahlreiche Artenlisten moorbewohnender Libellen vor (z. B. Peus 1932; Schmidt 1978, 1980). Für einzelne Arten wurden populationsökologische Untersuchungen durchgeführt (Pajunen 1962). Jacob (1969) versuchte eine Typisierung von Libellen nach „vergesellschafteten" Arten und beschreibt Moorlibellen als Sozietät „tyrphobionter" und „tyrphophiler" Arten. Eine synökologisch ausgerichtete Betrachtung von Moorlibellen fehlt jedoch bisher. Es soll hier deshalb versucht werden, Moorlibellen nach verschiedenen ökologischen Gesichtspunkten zu charakterisieren.

Moorlibellen in taxonomischer und geographischer Sicht

Die Ordnung Odonata ist in Europa mit 41 Gattungen vertreten. Nur 4 Gattungen stellen moorbewohnende Arten in unterschiedlichen Anteilen (Tab. 1). Die Gattung *Leucorrhinia* ist ausschließlich in Hochmooren oder in anmoorigen Gewässern zu finden. Bei der Gattung *Somatochlora* und *Aeshna* sind auffallend viele Arten moorbewohnend. Beide Gattungen weisen deutliche Bevorzugung dieser isolierten, inselartigen Moorbiotope auf. Die artenreiche Gattung *Coenagrion* (Europa: 12 Arten) stellt nur 2 Moorspezialisten.

Innerhalb einer Gattung gibt es Präferenzen einzelner Arten für Moore unterschiedlicher geographischer Lage und Höhenstufen. Soweit geographische Überschneidungen der Lebensräume nah verwandter Arten auftreten, liegen oft phänologische Trennungen der Flugzeiten und der Paarungsaktivitäten vor. Betrachtet man das Artenspektrum der Hochmoorlibellen nach dem Verhältnis von Zygopteren zu Anisopteren, so liegt der Schwerpunkt deutlich bei den mobileren Anisopteren.

Mit 12 Arten stellen die mit großem Dispersionsvermögen ausgestatteten Anisopteren die dominate Gruppe unter den Moorlibellen, während die Zygopteren mit nur 2 Arten vertreten sind (Tab. 1).

Tab. 1: Hochmoorlibellen und ihre geographische Verbreitung in Europa.

Hochmoorarten (Odonata)	Westl. Mittelmeer	Alpen	Mittelgebirge	Tiefebene	Fennoskandien	Kaukasus
Zygoptera						
Coenagrion armatum				x	x	x
Coenagrion hastulatum	x	x	x	x	x	
Anisoptera						
Aeshna caerulea		x	x		x	x
Aeshna juncea	x	x	x	x	x	x
Aeshna subarctica		x	x	x	x	
Somatochlora alpestris		x	x		x	
Somatochlora sahlbergi					x	
Leucorrhinia albifrons			x	x	x	
Leucorrhinia caudalis		x	x	x	x	
Leucorrhinia circassica						x
Leucorrhinia dubia	x	x	x	x	x	
Leucorrhinia rubicunda			x	x	x	
Leucorrhinia pectoralis	x	x	x	x	x	x

Ökologische Faktoren von Mooren

Auf den ersten Blick bieten Moore für Libellen ein Angebot an Gewässern zu ihrer Larvalentwicklung. Als ausgeprägte Klein- und Kleinstgewässer sind allerdings Moorschlenken gekennzeichnet von hohen pH-Wert-Schwankungen mit Mittelwerten im sauren Bereich. So fand Hölzer (mdl.) bei Langzeituntersuchungen in Schwarzwaldmooren nach Regenfällen kurzfristige Schwankungen von pH 2–6. Zusätzlich zeichnen sich diese Kleinstgewässer durch isolierte Insellagen aus. Eine „Verinselung" von Mooren wird durch anthropogene Einflüsse zunehmend verstärkt. Nach Heydemann (1980) existieren in Schleswig-Holstein von früher etwa 45 000 ha Hochmoor heute noch 5 600 ha (= 12,4 %) in 100 isolierten Einzelbiotopen. Die Sekundärproduktion von Moorgewässern ist geringer als die anderer limnischer Systeme. Mehrere Tierordnungen bzw. -familien (z. B. Mollusca, Plecoptera, Chironomidae) kommen hier nicht vor und fallen damit als potentielle Beutearten für Libellen aus (Pschorn-Walcher 1984).

Moore sind durch extreme Klimafaktoren gekennzeichnet. Hohe Insolations- und Absorptionsraten bei Tage sowie überdurchschnittliche Albedo-Raten während der Nacht erfordern eine besondere Thermoregulation moorbewohnender Insekten.

Typisch für Moore ist die zweidimensional-flächige Pflanzenstruktur. Es herrschen flachwüchsige Sphagnenpolster vor. Mit Ausnahme von Wollgrasbülten fehlen hochwachsende Pflanzen einer Verlandungsvegetation.

Ökologische Faktoren von Mooren und ihre Auswirkungen auf Libellen

pH-Wert: Anpassungen an wechselnde Säurewerte sind bei Libellen kaum untersucht. Wahrscheinlich spielt die Azidität für die Larven eine untergeordnete Rolle. Anisopteren-Larven verfügen im resorptionsaktiven Enddarm über „Chloridepithelien", die Ionengefälle in hypotonischen Medien ausgleichen können (Wichard & Komnick 1974). Lutz (1984) berichtet von Versuchen, die Eier von sechs Großlibellen-Arten in Medien mit unterschiedlichen pH-Werten zur Entwicklung zu bringen. Weder niedrige (pH 2) noch hohe Werte (pH 14) zeigten erkennbare negative Einflüsse auf die Entwicklung.

Klimatische Faktoren: Die besonderen moorklimatischen Verhältnisse beeinflussen Moorlibellen in zwei Lebensstadien: die Imagines sind während ihrer Reproduktionsphase hohen Tagestemperaturen ausgesetzt, die zur Überhitzung dieser ektothermen Insekten führen können. Das gilt auch für die Larven, die in flutenden Sphagnen durch den Braunwassereffekt in den Moorschlenken mit Oberflächentemperaturen von ca. 30 °C am Tag und hohen Abkühlungsraten auf 10—15 °C während der Nacht konfrontiert werden (Abb. 1). Hohe Wassertemperaturen beschleunigen darüber hinaus die Sauerstoffzehrung und erschweren den larvalen Gasaus-

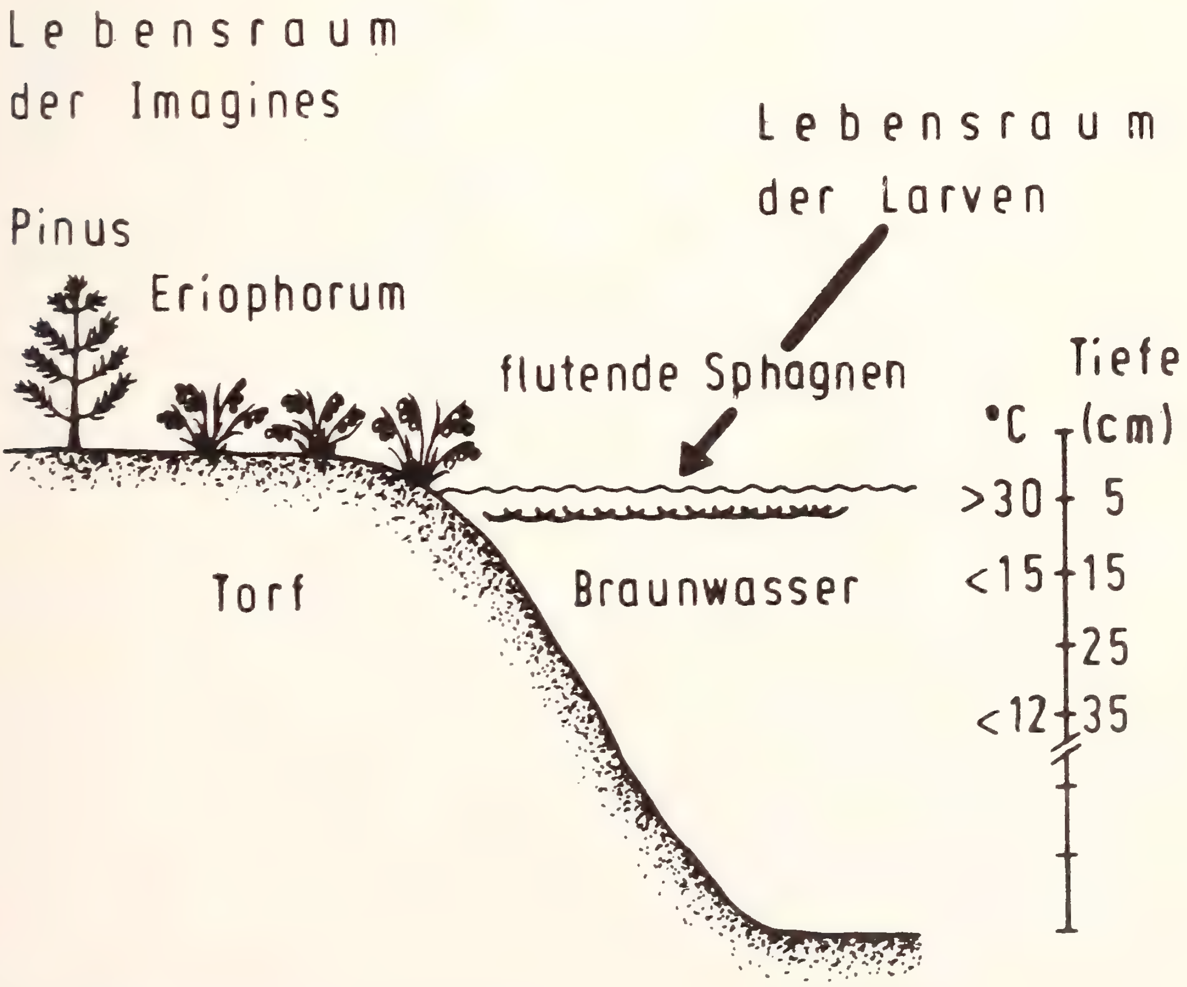


Abb. 1: Schema eines Spagnumgewässers.

tausch. Für Libellen sind eine Reihe von thermischen Adaptionen gefunden worden, die für Moorarten besonders zutreffen: May (1978) zeigt drei Mechanismen thermischer Anpassung bei Libellenimagines auf, die eine Kontrolle der Körpertemperatur ermöglichen:

- Kontrolle des Haemolymphflusses vom Thorax zum Abdomen.
- Abschaltung der wärmeerzeugenden Flugmuskulatur und Übergang zum Gleitflug („perching").
  Gleitflüge sind typische Verhaltensweisen der Gattungen *Leucorrhinia*, *Somatochlora* und *Aeshna*.
- Verlagerung der Flug- und Sexualaktivität in günstigere Tages- bzw. Jahreszeiten.

Diese thermische Anpassung ermöglicht es z. B. *Aeshna subarctica*, alpine Hangmoore in Höhen von 1500—1800 Metern zu besiedeln und dort bereits Anfang Juli zu fliegen.

Zusätzlich zeigen viele Imagines von Moorlibellen einen ausgeprägten Melanismus. Hierfür bieten sich nach Kettlewell (1973) zwei Funktionen an. Einmal ein Tarneffekt („background melanism") für sitzende Imagines vor dem moortypisch dunklen Hintergrund. Zum anderen auch ein „thermopluvialer Melanismus", der am frühen Morgen eine Aufheizung der dunklen Imagines begünstigt und eine Vorverlegung der Aktivität ermöglicht. Sternberg (1987) konnte zeigen, daß die moorbewohnende Alpen-Mosaikjungfer (*Aeshna caerulea*) einen Mechanismus besitzt, ihre Körperfärbung je nach Temperatur reversibel zu variieren. Unter 16 °C verändert sich das Tyndall-Blau der Augen und der Abdominalflecken zu einem schmutzigen Grau. Die bei niedrigen Temperaturen immobilen Alpen-Mosaikjungfern sind so besser an Baumrinde (*Pinus*) angepaßt und tarnen ihre tagsüber auffällige Kontrastfärbung. Die nachts dunklere Körperfärbung ermöglicht wahrscheinlich am Morgen eine schnellere Aufheizung, die durch die temperaturabhängige Umfärbung steuerbar wird. Allerdings fand Veron (1974b) bei der australischen Lestide *Austrolestes annulosus* nur einen Temperaturgradienten von 0,23 °C zwischen den dunkleren und helleren Abdomenphasen. Wahrscheinlich dienen abdominale Chromatophoren auch dazu, die Orientierung der dorsalen Körperflächen zur Sonne zu erleichtern und Überhitzung bei rasch ansteigenden Temperaturen zu vermeiden. Temperaturgesteuerte Melanisierung und Verhaltensweisen wie das „perching" wirken sicher zusammen, um Lebensräume mit extremen, schnell aufeinanderfolgenden Wetterbedingungen wie die Hochmoore besiedeln zu können.

Bei Larven, die im Oberflächenbereich von Moorschlenken leben, würden hohe Wassertemperaturen zu einer Beschleunigung der Entwicklung führen. Dies könnte in sekundär produktionsarmen Mooren zur frühzeitigen Erschöpfung von Nahrungsressourcen und zur Gefährdung der Population führen. Norling (1976) konnte in Schweden zeigen, daß bei *Leucorrhinia dubia* die Entwicklung der Larven an unterschiedliche abiotische Faktoren gekoppelt ist. Junglarven entwickeln sich ausschließlich nach Tageslängenkriterien, also unabhängig von der Temperatur. Lediglich die letzten Larvenstadien sind temperatursensibel, unabhängig von der Tageslänge. Mit diesen Mechanismen erreicht *L. dubia* eine Entkoppelung der Wachstumsstadien von der Temperatur und eine Synchronisation der metamorphosereifen Altlarven beim Schlupf. Die Moorart *L. dubia* sorgt damit für eine synchronisierte Bereitstellung von männlichen und weiblichen Tieren, die für eine erfolgreiche Reproduktion in isolierten Insellagen Voraussetzung für das Überleben einer Art ist. Außerdem dämpft die abwechselnde Koppelung von Entwicklungsstadien an verschiedene Steuerfaktoren die Wirkung eines abiotischen Extremfaktors, wie ihn die Temperatur im Moorökosystem darstellt.

Pflanzenstruktur: Hochmoore weisen aus produktionsbiologischer Sicht, im Vergleich zu anderen zweidimensionalen Gesellschaften (z. B. Wiesen und Weiden), eine relativ hohe Primärproduktion auf (10000—15000 g / m² / Jahr) (Smith & Forrest 1978). Bedingt durch den hohen Anteil der Sphagnen an der Primärproduktion und die geringe Pflanzendiversität, entstehen in den Moorschlenken vor allem waagerechte Pflanzenstrukturen. Eine senkrechte Pflanzenarchitektur fehlt fast völlig. Dies wirkt sich auf die Libellenfauna aus, denn 50 % der mitteleuropäischen Arten legen ihre Eier unter weitgehender Spezialisierung auf Pflanzenarten oder bestimmte Pflanzenarchitektur endophytisch ab. Allein 7 Libellenarten (vor allem Lestidae) benötigen ausschließlich senkrechte Pflanzenstrukturen zur Eiablage und kommen deshalb in Hochmooren nicht vor.

Somit dürfte die geringe Libellendiversität in Hochmooren neben den autökologischen Faktoren vor allem in der Nischenarmut an dreidimensionalen Pflanzenstrukturen begründet sein.

Lenz (1988) fand bei der vergleichenden Untersuchung von isolierten eutrophen Kleinstbiotopen, daß das Verhältnis der relativen Häufigkeit waagerecht ablegender Coenagrioniden-Arten zu senkrecht ablegenden *Lestes*-Arten mit dem Angebot an waagerechten und senkrechten Pflanzenstrukturen positiv korreliert ist (Spearman Rangkorrelation, $r_S = 0{,}75^{**}$). Selbst die Diversität der Odonatenfauna ist mit der Strukturvielfalt positiv verknüpft ($y = 1{,}193\,x + 0{,}434$; $r = 0{,}61^{*}$). Das dürfte auch erklären, warum nur ein geringer Teil der heimischen Odonatenfauna tyrphobiont ist. Darüber hinaus ergibt ein genereller Vergleich von Habitatspezialisten mit der Artenzahl in einer Libellenfamilie eine hoch gesicherte lineare Beziehung (Spearman Rangkorrelation, $r_S = 0{,}96^{***}$). Je mehr Arten eine Familie aufweist, um so mehr Spezialisten und um so mehr Generalisten treten auf (Spearman Rangkorrelation, $r_S = 0{,}69^{*}$) (Dreyer, unpubl.). Somit stellen Hochmoore einen Lebensraum dar, der nur von wenigen spezialisierten Arten innerhalb von vier Gattungen der europäischen Odonata erschlossen wurde, — im Sinne einer Nischenerweiterung und Abgrenzung gegenüber wenig spezialisierten Lebensformtypen. Hochmoorlibellen legen ihre Eier überwiegend exophytisch ab und kompensieren so die Armut an dreidimensionalen Pflanzenstrukturen.

Ausblick

Spezifische Moorlibellen sind Arten, die an die extremen abiotischen Faktoren und an die pflanzliche Strukturarmut von Hochmooren angepaßt sind. Moorzerstörung oder Veränderung der spezifischen Moorstruktur gefährdet in Mitteleuropa 11 Arten der Libellenfauna. Mooreutrophierung erhöht zwar die Artenzahl von Libellen, gefährdet aber die Moorspezialisten. Deshalb fordert der Naturschutz zu Recht die Erhaltung möglichst großflächiger, ungestörter Moore. Aus ökologischer Sicht wäre es wünschenswert, synökologische Untersuchungen des Besiedlungsvermögens, Studien von Arten-Areal-Beziehungen und von populationsgenetischen Fragestellungen durchzuführen. Denn erst die Lösung dieser Fragen ermöglicht eine gesicherte Beurteilung schützenswerter Standorte zur Erhaltung von Moorarten.

Zusammenfassung

Rund 11 % der 127 europäischen Libellenarten sind Bewohner von Hochmooren. Diese Lebensräume zeichnen sich durch eine Fülle außergewöhnlicher ökologischer Faktoren aus: Extreme Schwankungen der Azidität, Temperaturschwankungen von oft mehr als 15 °C im Tagesgang, eine geringe Sekundärproduktion trotz hoher Primärproduktion, ökologische Insellage mit hohem, zunehmenden Isolationsgrad und ein Defizit an dreidimensionaler Pflanzenstruktur. Die Anpassung der Moorlibellen an autökologische Parameter wird diskutiert, vor allem aber die zweidimensionale Struktur und geringe Diversität von Pflanzen als Hinderungsfaktor für eine Besiedlung endophytisch ablegender Libellenarten erläutert. Ein Vergleich mit eutrophen Lebensräumen zeigt, daß die Libellendiversität mit der Strukturvielfalt dieser Lebensräume verknüpft ist.

Literatur

Dreyer, H. (1964): Beiträge zur Ökologie und Biologie der Libellen des Fränkischen Weihergebietes. — Ber. naturf. Ges. Bamberg 39: 74—84.

Dreyer, W. (1986): Die Libellen. Das umfassende Handbuch zur Biologie und Ökologie aller mitteleuropäischen Arten mit Bestimmungsschlüssel für Imagines und Larven. — Gerstenberg, 219 pp.

Heydemann, B. & J. Müller-Karch (1980): Biologischer Atlas Schleswig-Holsteins. — Wachholtz Verlag, Neumünster.

Jacob, U. (1969): Untersuchungen zu den Beziehungen zwischen Ökologie und Verbreitung heimischer Libellen. — Faun. Abhdlg. 2, Nr. 24: 197—238.

Kettlewell, B. (1973): The Evolution of Melanism. — Clarendon Press, Oxford. 423 pp.

Lenz, N. (1988): Ökologische Untersuchungen an Libellen isolierter Kleingewässer Schleswig-Holsteins. — Diplomarbeit, Universität Kiel.

Lutz, P. E. in: Corbet, P. S. (1984): Current topics in dragonfly biology. — Societas Internationalis Odonatologica Rapid Communications (Suppl.) 2, 46 pp. Utrecht.

May, M. L. (1987): Thermal adaptations of dragonflies. — Odonatologica 1: 27—47.

Norling, U. (1976): Seasonal regulation in *Leucorrhinia dubia* (Van der Linden) (Anisoptera, Libellulidae). — Odonatologica 3: 245—263.

Peus, F. (1932): Die Tierwelt der Moore. Berlin, 277 pp.

Pschorn-Walcher, H. (1984): Hochmoore in tierökologischer Sicht. — Christiana Albertina: 19: 42—46.

Schmidt, E. (1964): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). — Z. Wiss. Zool. 169: 313—386.

— (1978): Odonata, in Limnofauna Europaea. Hrsgb. J. Illies, Fischer: 274—279.

— (1980): Zur Gefährdung von Moorlibellen in der Bundesrepublik Deutschland. — Natur und Landschaft 55 (1): 16—18.

Smith, R.A.H. & G.I. Forrest (1978): Field Estimates of Primary Production. — in: Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands. (Ed. O. W. Heal and D. F. Perkins), Springer; 17—37.

Sternberg, K. (1987): On reversible, temperature-dependent colour change in males of the dragonfly *Aeshna caerulea* (Ström, 1783) (Anisoptera: Aeshnidae). — Odonatologica 16 (1): 57—66.

Wichard, W. & H. Komnick (1974): Zur Feinstruktur der rektalen Tracheenkiemen von anisopteren Libellenlarven. — Odonatologica 2: 121—135.

Veron, J.E.N. (1973): The Role of Physiological Colour Change in the Thermoregulation of *Austrolestes annulosus* (Selys). — Aust. J. Zool. 22: 457—469.

Dr. Wolfgang Dreyer, Zoologisches Museum, Hegewischstraße 3, D-2300 Kiel 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 153—161	Bonn, August 1988

Hydrophiloidea aus Namibia (Coleoptera; Hydrophilidae, Spercheidae)

Franz Hebauer

Abstract. A contribution to the study of the Hydrophilidae and Spercheidae in Namibia is given and three new species are described: *Helochares (Helocharimorphus) maculatus* sp.n., *Enochrus (Methydrus) meineli* sp.n. and *Enochrus (Methydrus) capucinus* sp.n.

Key words. Coleoptera, Hydrophilidae, Spercheidae, new species, Namibia.

Während andere Wasserkäferfamilien, wie die Dytiscidae und Gyrinidae, für die afrikanische Fauna in zusammenhängenden Monographien oder Tabellenwerken (z. B. South African Animal Life Bd. 11 bzw. 1) relativ gut dokumentiert sind, existieren für die Hydrophiloidea Afrikas bislang lediglich verstreute Einzelpublikationen und faunistische Notizen, hauptsächlich von A. D'Orchymont und J. Balfour-Browne.

Im Rahmen einer Weiterführung der Expeditionsergebnisse aus Namibia von Dr. Hubert Roer 1985 werden hier die Familien Hydrophilidae und Spercheidae vorgestellt und um drei neue Arten erweitert.

Das Belegmaterial befindet sich im Zoologischen Forschungsinstitut u. Museum Alexander Koenig in Bonn. Für die Überlassung von Belegstücken u. Paratypen der neu beschriebenen Arten sei Herrn Dr. H. Roer an dieser Stelle herzlich gedankt.

Artenliste

Spercheus senegalensis Laporte de Castelnau

Spercheus senegalensis Laporte de Castelnau, 1832, Ann. Soc. Ent. France I, p. 398.
Sperchaeus sulcatus Gory 1834 (1842), Guer. Icon. Regne Anim. VII, Ins. p. 71.
Spercheus distinguendus Fairmaire, 1893. Ann. Soc. Ent. Belg. XXXVII, p. 147.
Spercheus algoensis Peringuey, 1892. Trans. S. Afr. Phil. Soc. VI, p. 108.

241 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Afrika (Äthiopien, Ghana, Kongo, Namibia, Madagaskar, Mocambique, Nyasaland, Tansania, Kenya, Sudan, Südafrika, Tschad, Zaire, Somalia), Asien (Türkei).

Spercheus gerardi D'Orchymont

Spercheus Gerardi D'Orchymont 1929, Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. LXIX, p. 50—52.

32 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Afrika (Katanga, Kongo, Gabun, Dahomey, Kamerun, Angola, Namibia).

Spercheus stasimus D'Orchymont

Spercheus stasimus D'Orchymont 1929, Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. LXIX, p. 77/78.

82 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Kamerunberg (Typen), Namibia. Von dieser markanten kleinen Art waren bisher nur zwei Typusexemplare bekannt, welche im Institut für Schiffs- u. Tropenkrankheiten in Hamburg aufbewahrt wurden und heute nicht mehr aufzufinden sind.

Pelocyon sp.

3 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Eine spezifische Zuordnung des Taxons ist ohne ausreichendes Vergleichsmaterial vorläufig nicht möglich.

Cercyon (s. str.) ***atricapillus*** Marsham

Dermestes atricapillus Marsham, 1802, Ent. Brit. I, p. 72.

5 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Paläarktis, N.- u. S.-Amerika, Afrika, S.- u. O.Asien. Locus classicus: England.

Cercyon (s. str.) ***dieganus*** Reg.

Cercyon dieganus Regimbart, 1903, Ann. Soc. Ent. France LXXII, p. 48.

29 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: S.-, M.- u. O.Afrika, Madagaskar.

Cercyon (s. str.) ***putricola*** Woll.

Cercyon putricola Wollaston, 1867, Col. Hesper. p. 49. (Kap Verd. Ins.)
Cercyon flavocinctus Regimbart, 1903, Ann. Soc. Ent. France LXXII, p. 49 (Madagaskar, Kap Verd. Ins.)
Cercyon aethiops Knisch, 1922, Arch. Naturg. LXXXVIII,A (5), p. 93 (Nigeria: Lagos).

5 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Hesperiden, Äthiopien, SW.Afrika, Israel, Anatolien.

Cercyon sp.

5 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Bisher nicht eindeutig bestimmbare, teils immature oder weibliche Exemplare.

Coelostoma rufitarse (Boh.)

Cyclonotum rufitarse Boheman, 1851, Insecta Caffrar. I., p. 601 ex. p. (Région du fleuve Limpopo).
? *Coelostoma rufitarse* Regimbart, 1903, Ann. Soc. Ent. France, 72, p. 45 (Madagaskar).
? *Cyclonotum rufitarse* Regimbart, 1906, I. c., 75, p. 269 (O.Afrika)
Coelostoma rufitarse Hugh Scott, 1913, Trans. Ent. Soc. London, 16 (2), p. 212 (Aldabra), (=*rufitarse* f.*rusticum* D'Orch.).
Coelostoma punctulatum D'Orchymont, 1924, Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, LI. p. 257—259, ex p. (Caffraria, Kontinental-Afrika).

2 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Afrika, Madagaskar.

Berosus (Enoplurus) crassus J. Balfour-Browne

Berosus (Enoplurus) crassus J. Balfour-Browne, 1952, Bull. Inst. fr. Afrique noire, 14. p. 135/137 (Dahomey).

10 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985; — 2 Ex., Osona/Okahandja, Swakoprivier, 18.—21. 3. 1985; — 1 Ex., Döbra b. Windhoek, 12. 1. 1985.
Verbreitung: Nigeria, Angola. Wegen der großen Ähnlichkeit mit *Berosus cuspidatus* Er. möglicherweise oftmals unter diesem Namen erscheinend.

Berosus (Enoplurus) cuspidatus Er.

Berosus cuspidatus Erichson, 1843, Arch. Naturg. IX, I, p. 228.
Berosus gracilispina Regimbart, 1906, Ann. Soc. Ent. France LXXV, p. 264.

14 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Angola, Rhodesien, Mozambique, Taganyika, Uganda, Äthiopien, Namibia.

Berosus (s. str.) ***nigriceps*** (Fabricius)

Hydrophilus nigriceps Fabricius, 1801, Syst. Eleuth., 1, p. 254.
Paraberosus melanocephalus Kuwert, 1889, Verh. Naturf. Ver. Brünn, 28, pp. 113, 319 (1980).

2 Ex., Osona/Okahandja, Swakoprivier, 18.—21. 3. 1985.
Verbreitung: Afrika (Sudan, Äthiopien, Kenya, Uganda, Tanganyika, Ostafrika, Somalia, Namibia); Indien, Ceylon, Irak, Iran, Persien, Arabien.

Berosus (s. str.) ***vitticollis*** Boh.

Berosus vitticollis Boheman, 1851, Ins. Caffr. I, p. 593.
Berosus pubescens Mulsant, 1859, Opusc. Ent. IX. p. 61.
Berosus decrescens Walk., 1859, Ann. Mag. Nat. Hist. (3) III, p. 258.
ssp. *villosulus* Regimbart, 1903, Ann. Soc. Ent. France LXXII, p. 39.
ssp. *dilutus* Regimbart, l. c. p. 39.

2 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Ganz Afrika südlich der Sahara. Madagaskar, Ceylon, Indien, Annam, Philippinen, Sumatra.

Paracymus alluaudianus Scott

Paracymus Alluaudianus Scott, 1913, Trans. Linn. Soc. Lond. XVI, p. 201. (Seychellen, Coetivy).

2 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Die beiden vorliegenden Tiere sind weiblich. Sie wurden aufgrund der ektomorphologischen Merkmale determiniert und sind trotz der Schwierigkeit dieser Gattung unzweifelhaft der Scott'schen Art zuzuordnen.
Verbreitung: Seychellen, Madagaskar, Äthiopien?, Kalahari, Namibia.

Laccobius (s. str.) ***afer*** Gentili

Laccobius afer Gentili, 1980, Osservatorio di fisica terrestre e Museo Antonio Stoppani del Seminario Arcivescovile di Milano, 2. Annuario 1979, p. 30/31.

2 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985 (vid. Gentili).
Verbreitung: Afrika (Zaire, Tschad, Angola, Botswana, Namibia).

Laccobius (Platylaccobius) revelierei Perris

Laccobius Revelierei Perris 1864, Ann. Soc. Ent. France (4) III, p. 278 (Korsika).
Laccobius leucaspis Kiesenwetter, 1870, Berl. Ent. Zeitschr. XIV, Beih. p. 68.
Laccobius pallidus var. *debilis* Rottenberg, 1874, Berl. Ent. Zeitschr. XVIII p. 322.
Laccobius elongatus Tournier, 1880, Mitth. Schweiz. Ent. Ges. V, p. 437.

1 Ex., Osona/Okahandja, Swakoprivier, 18—21. 3. 1985 (det. Gentili)
Verbreitung: S. Europa (Portugal, Spanien, Frankreich, Italien); Afrika (Marokko, Algerien, Tschad, Namibia).

Helochares (Hydrobaticus) structus D'Orch.

Helochares (Hydrobaticus) structus D'Orchymont, 1936, Annls. Transv. Museum, 17 (2), p. 112. (Kalahari, Kasane).

107 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Südafrika, Kalahari, Namibia.

Helochares (Hydrobaticus) mersus D'Orch.

Helochares (Hydrobaticus) mersus D'Orchymont, 1939, Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. LXXIX, p. 307/308 (Äthiopien).

66 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Äthiopien, Kalahari, Uganda, Ruanda, Namibia.

Helochares (Hydrobaticus)? congruens D'Orchymont

Helochares (Hydrobaticus) congruens D'Orchymont, 1939, Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. LXXVX. p. 304/305 (Senegal).

8 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985; — 2 Ex., Osona/Okahandja, Swakoprivier, 18—21. 3. 1985.
Verbreitung: Senegal, Kongo, Sansibar, Uganda, Namibia (?).

Helochares (s. str.) ***dilutus*** Erichson

Hydrobius dilutus Erichson, 1843, Archiv Naturg. IX, I, p. 228 (Angola).
Hydrobius consputus Boheman, 1851, Ins. Caffr. I., p. 598 (Kaffrarien).
Helochares variabilis Regimbart, 1903, Ann. Soc. Ent. France LXXII, p. 25.
Helochares niloticus Sharp, 1903, Res. Swed. Zool. Exp. Egypt, n. 10, p. 7.

5 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Die vorliegenden Tiere sind durch ihre auffallend feine Punktierung der südafrikanischen Rasse *consputus* Boheman (= *variabilis* Reg.) zuzuordnen.
Verbreitung: Mittel- u. Südafrika, Madagaskar.

Helochares (s. str.) ***pallens*** Mac Leay

Enhydrus pallens W. S. Mac Leay, 1825, Annul. Jav., p. 35; ed. 2, 1833, p. 140. (Java).
Helochares lewisius Sharp, 1873, Trans. Ent. Soc. Lond., 60.
Helochares dispar Sharp, 1903, Res. Swed. Zool. Exp. Egypt. 1901, n. 10, 7.
Helochares minutissimus Regimbart, 1903, Ann. Soc. Ent. France, 72, p. 261 (nec Kuwert).

3 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Melanesien, Neuguinea, Philippinen, Sundainseln, Malaya, Indochina, Burma, China, Japan, Indien, Ceylon, Arabien, Ostafrika, Südafrika, Kongo, Kalahari, Namibia.

Helochares (Crephelochares) mollis Reg.

Philhydrus mollis Regimbart, 1903, Ann. Soc. Ent. France LXX II, p. 32 (Madagaskar).

1 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Madagaskar, Seychellen, Namibia. — Der vorliegende Fund erweitert das bisher bekannte Verbreitungsgebiet erheblich.

Helochares (Crephelochares) luctuosus D'Orch.

Helochares (Chasmogenus) livornicus Knisch (non Kuwert, 1890), 1919, 1921, Arch. Naturg. A 8, p. 69, ex p. (Gabun).

2 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Obwohl nur zwei weibliche Exemplare vorliegen und die Art ohne Genitaluntersuchung habituell nicht von der ostmediterranen Schwesterart *livornicus* unterscheidbar ist, kann eine Determination ex loco als zuverlässig angenommen werden.
Verbreitung: Bisher nur aus Gabun bekannt, Namibia.

Helochares (Helocharimorphus) maculatus sp. n.

1 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985; Holotypus (weibl.) Museum A. Koenig).

Rötlichgelb, einfarbig, mit je 2 dunklen Makeln auf den Elytren. Länglich oval, sehr fein und dicht punktiert, stark gewölbt, nach hinten verbreitert. Schildchen nicht länger als breit, mit verrundeter Spitze. Maxillarpalpen überragen die Fühler kaum.
Maße: Länge 4,5 mm; Breite 2,5 mm.
Kopf und Pronotum deutlich dichter und gröber punktiert als die Elytren; Epistoma und Labrum deutlich breit ausgerandet; Augen groß. Pronotum mit starker Querwölbung, nach vorne stark verengt; Vorderecken von oben nicht sichtbar und etwas breiter verrundet als die Hinterecken.
Elytren sehr fein, wenig dicht punktiert, mit je 3 unregelmäßigen Reihen gröberer Punke sowie zahlreichen von der Unterseite dunkel durchscheinenden feinen Punktreihen. Naht angedunkelt, beiderseits der Naht hinter der Mitte je ein dunkler Längsschatten und lateral je 2 hintereinanderstehende, wenig auffallende rundliche Flecken. Seitenrand vorne fast senkrecht abfallend, dadurch von oben kaum sichtbar. Apex gemeinsam breit verrundet.
Unterseite rotbraun; Femora schwarzbraun mit feiner Pubeszenz. Tibien und Tarsen, Palpen und Antennengeißel rötlich. Hintere Tibien fast gerade.

Die Art kommt in Größe und Punktierung *H. sharpi* Kuw. sehr nahe, ist aber viel stärker gewölbt, so daß die Seitenränder von oben kaum mehr zu sehen sind. Die Färbung ist mehr rötlich, die dunklen Flecken der Elytren gut zu erkennen. Das Scutellum ist breit dreieckig und apikal verrundet.

Die Zuordnung zum Subgenus *Helocharimorphus* Kuw. entspricht mit Ausnahme der nicht gekrümmten Tibien der Diagnose Kuwerts, nach welcher das letzte Glied der Maxillarpalpen kürzer als das vorletzte, das Mesosternum weder gekielt noch punktförmig zugespitzt, kein Suturalstreifen der Elytren sowie ein kleiner halbkreisförmiger Ausschnitt am Analsternit vorhanden sein müssen. Kuwert selbst hält die Abgrenzung zum Subgenus *Helochares* s. str. für sehr kritisch („generi Mulsanti '*Helochares*' simillimum"). Hinzu kommt, daß der Kuwert'sche Genus-Typus

„*sharpi*" bei der Konstitution des Subgenus noch monospezifisch war und dadurch subgenerische Merkmale nicht sicher von spezifischen Eigenschaften getrennt werden konnten. Möglicherweise sind die leicht gekrümmten Tibien lediglich spezifische Merkmale von *H. sharpi.* Parallelbeispiele existieren bei mehreren Gattungen der Palpicornia (*Laccobius*, *Hydraena*). Für ein verläßliches Merkmal des Subgenus *Helocharimorphus* kann man dagegen die für die Gattung auffallend kurzen Maxillarpalpen halten, welche die Fühler in beiden bisher bekannten Arten kaum überragen.

Enochrus (Methydrus) natalensis Gemminger & Harold

Hydrobius assimilis Boheman, 1851, Ins. Caffr., 1, p. 66 ex parte. nec Hope 1841.

Hydrobius natalensis Gemminger & Harold, 1868, Cat. Col. 2., p. 480.

Philydrus assimilis (natalensis) Bedel, 1880, Ann. Soc. Ent. France, (V), 10 (49), Bull. cxl VIII.

Philydrus (Agraphilydrus) parvulus Kuwert, 1888, Deutsche Ent. Zeit. 32, p. 280, nec *Helochares parvulus* Reiche, 1856.

Philydrus (Agraphilydrus) parvulus Kuwert, 1890, Verh. Nat. Ver. Brünn, 28, (1889), p. 56.

29 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Afrika südlich der Sahara.

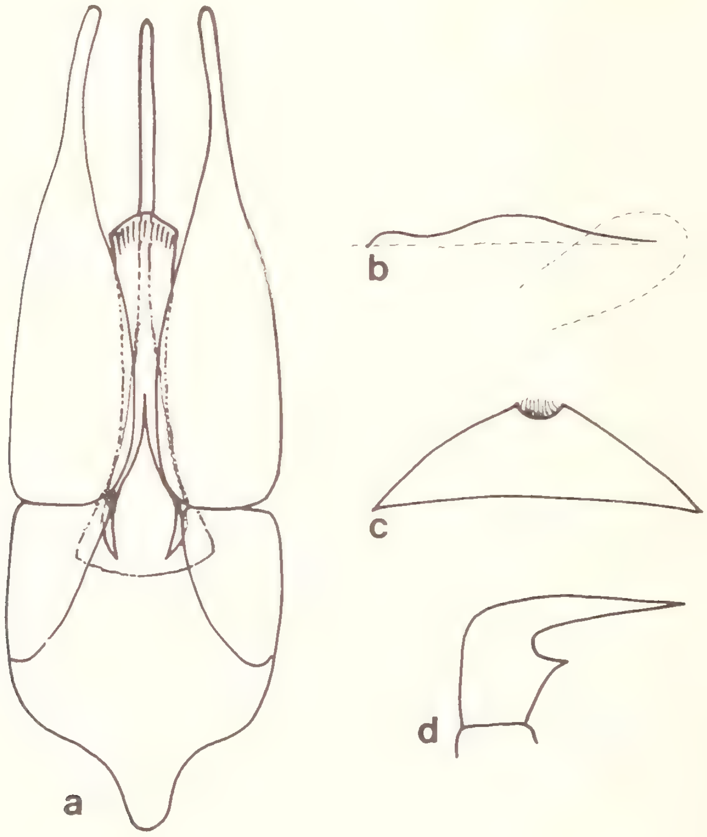


Abb. 1: *Enochrus (Methydrus) capucinus* sp. n.; a) Aedoeagus, dorsal; b) Mesosternum, lateral; c) Analsternit; d) männliche Vorderklaue.

Enochrus (Methydrus) capucinus sp. n. (Abb. 1)

13 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985; Holotypus und Paratypen (Museum A. Koenig) sowie Paratypen in coll. mea. Der Name weist auf die ungewöhnliche kapuzenförmige dunkle Basalmakel auf den Elytren hin.

Länglich oval, ziemlich gewölbt, gelbbraun mit markanter rautenförmiger Schwärzung, die sich über Kopf, Pronotum und Elytrenbasis hinwegzieht sowie mit schwarzer Naht und einfarbig gelbroten Palpen und Tarsen. Mesosternallamelle sehr flach, ohne Zähnchen.
Größe: Länge 3,3 mm; Breite 1,8 mm.
Kopf schwarz mit ausgedehnten gelben Präokularmakeln und nur leicht angedunkeltem Labrum, Punktierung fein und dicht, Punktabstand etwa eineinhalb Punktbreiten; die großen intraokularen Punkte sehr deutlich ausgeprägt. Antennengeißel gelb, Keule dunkel; Maxillarpalpen einfarbig gelbrot. Mentum mäßig grob und besonders vorne dicht punktiert, dazwischen glänzend.
Pronotum schwarz; Vorderrand schmal, Seitenrand breit gelbrot aufgehellt, fast geradlinig, ziemlich gewölbt; Seitenrand von oben nicht sichtbar. Punktierung ziemlich fein, etwas lockerer als am Kopf.
Scutellum etwas länger als breit, sehr fein und locker punktiert.
Elytren gelbbraun, mit charakteristischer großer schwarzer dreieckiger Basalmakel, die bis hinter die Mitte reicht und sich im schwarzen Suturalstreifen fortsetzt. Stark gewölbt, Seitenrand von oben nicht sichtbar. Punktierung wie beim Pronotum. Drei gröbere unregelmäßige, aber deutliche Punktreihen vorhanden.
Beine pechbraun, zu den Tarsen hin zunehmend gelbrot aufgehellt. Pubeszenz der hinteren Femora bis zum letzten Fünftel reichend. Männliche Vordertarsen kurz, fast rechtwinklig geknickt, mit großem Basalzahn.
Unterseite: Prosternum leicht dachförmig gekielt, glänzend. Mesosternum sehr wenig erhaben, flach, ohne Zähnchen! Metasternum apikal glatt, mit sehr feiner Mittelrinne. 5. Sternit am Hinterrand halbkreisförmig ausgeschnitten und mit kurzen Börstchen besetzt.
Aedoeagus mit langem, sehr schmalen und apikal zugespitzten geraden Medianlobus (vertikal nicht aufgebogen), von der Länge der Parameren; diese distal fast gleichmäßig verjüngt mit verrundeten, etwas konvergierenden Spitzen.

Die Art ist zur *meracus*-Gruppe sensu J. Balfour-Browne (1958) zu stellen, die durch konstant flache Mesosternallamelle gekennzeichnet und in Afrika durch die Arten *meracus*, *merops*, *petersenae*, *furculus* und *rutilus* (alle J. Balfour-Browne) vertreten ist.

Enochrus (Methydrus) meineli sp. n. (Abb. 2)

15 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985. Holotypus (männl.) und Paratypen (Museum A. Koenig), Paratypen in coll. mea. Die Art ist meinem hochverehrten Doktorvater Prof. Dr. Werner Meinel, Kassel, gewidmet.

Etwas länglich oval, stark gewölbt, dunkel pechbraun. Seitenrand von Pronotum und Elytren rötlich aufgehellt. Kopf mit gelben Präokularmakeln und einfarbig gelben Palpen und Tarsen. Mesosternallamelle hoch dreieckig, mit Zähnchen.
Größe: Länge 3,6 mm; Breite 1,9 mm (Weibchen bis 4,5 mm lang).
Kopf schwarz mit großen gelbbraunen, unscharf begrenzten Präokularmakeln; Stirn und Clypeus fein und mäßig dicht punktiert; Punktgröße etwa von Facettengröße, Punktabstand etwa 3 Punktdurchmesser. Zwischen den Punkten glänzend. Clypeus-Vorderrand fast gerade. Mentum mäßig fein und dicht punktiert, dazwi-

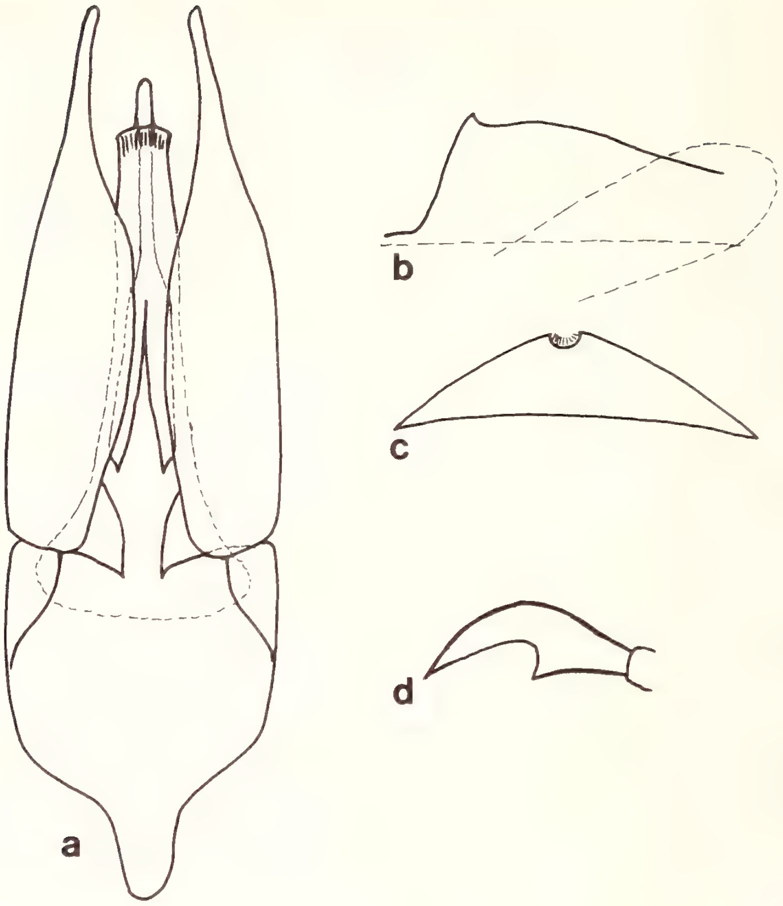


Abb. 2: *Enochrus (Methydrus) meineli* sp. n.; a) Aedoeagus, dorsal; b) Mesosternum, lateral; c) Analsternit; d) männliche Vorderklaue.

schen glatt. Antennengeißel gelb, Endkeule dunkel. Maxillarpalpen einfarbig gelbrot, das 2. Glied höchstens leicht angedunkelt; letztes Glied wenig kürzer als das vorletzte.

Pronotum pechfarbig, lateral breit und unscharf aufgehellt; stark gewölbt. Seitenrand von oben nicht sichtbar, fast geradlinig. Scheibe fein und mäßig dicht punktiert, dazwischen glänzend; anterolaterale und posterolaterale gröbere Punktgruppen unregelmäßig.

Scutellum schwarz, ziemlich groß, fein und dicht punktiert.

Elytren pechbraun mit unscharf aufgehellten Rändern; Punktierung wie das Pronotum, fein bis sehr fein, mäßig dicht, mit 3 sehr unregelmäßigen Reihen gröberer Punkte. Suturalstreifen in der vorderen Hälfte verkürzt.

Beine: Femora schwarz, Tibien bis zum letzten Fünftel dicht pubeszent, braunrot; Tarsen und Klauen gelbrot. Männliche Vorderklauen kurz ankerförmig, mit großem Basalzahn.

Unterseite schwarz. Prosternum leicht dachförmig gekielt. Mesosternallamelle schmal und hoch dreieckig aufgerichtet, mit deutlichem Zähnchen, nach vorne steil abfallend. Metasternum mit glatter Fläche. Analsternit schmal halbkreisförmig ausgerandet mit kurzer Börstchenreihe in der Ausrandung.

Aedoeagus mit verkürztem, schmal spatelförmigen, apikal verrundeten Medianlobus. Parameren zur Spitze gleichmäßig verjüngt, apikal verrundet.

Die Art steht der *picinus*-Gruppe nahe, welche durch *picinus* Reg., *wollastoni* Shp., *circumductus* Reg. und *nitiduloides* Kuw. repräsentiert ist.

Hydrobiomorpha celata Mouchamps

Hydrobiomorpha celata Mouchamps, 1959, Bull. Ann. Soc. Roy. Ent. Belg., 95, XI—XII, p. 310.

2 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Kongo, Urundi, Uganda, N.W. Rhodesien, Namibia.

Sternolophus angolensis Er.

Hydrophilus angolensis Erichson, 1843, Archiv Naturg. IX (1), p. 227.
Hydrophilus mundus Boheman, 1851, Ins. Caffr. I., p. 596 (Caffraria).
Sternolophus gracilis Regimbart, 1907, Ann. Mus. Genova XLIII, p. 47 (Kilimandscharo).
Sternolophus comoriensis Fairmaire, 1869, Ann. Soc. Ent. France (4) IX, p. 195.

2 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Gabun, Kongo, Angola, Kilimandscharo, Natal, Madagaskar, Namibia.

Sternolophus solieri Laporte de Castelnau

Sternolophus solieri Laporte de Castelnau, 1840, Hist. Nat. Ins. II., p. 54.
Sternolophus rufipes Solier, 1834, Ann. Soc. Ent. France III, p. 311. (non F.)
Helobius notaticollis Mulsant, 1851, Mem. Acad. Lyon (2) I, p. 75.
Sternolophus aeratus Reiche, 1854, Cat. Ins. rec. Saulcy nr. 184.
Sternolophus punctulatus Schaufuß, 1882, Ann. Soc. Ent. France (6) II, p. 190.

38 Ex., Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985.
Verbreitung: Ganz Afrika, Palästina.

Schriften

Balfour-Browne, J. (1950): Palpicornia of Park national Albert Belg. Congo. — Explor. Park nat. Albert, Miss. de Witte (1933—1935), fasc. 63, 84 pp.
— (1952): Hydrophilids of Togo and Dahomey. — Bull. Inst. franc. Afr. noire 14: 126—139.
— (1954): Preliminary Contrib. to South African Palp. — J. ent. Soc. S. Afr. 17: 96—114.
— (1958): *Enochrus meracus*-group key. — Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) 27: 50—55.
Mouchamps, R. (1958): Notes sur quelques Coelostoma (Brulle) (Coleopteres Hydrophilidae) principalement Africaines. 12. note, — Bull. Int. roy. Sciences nat. Belg. XXXIV, 41: 1—35.
— (1959): Remarques concernant des genres *Hydrobiomorpha* Blackburn et *Neohydrophilus* Orchymont. — Bull. Ann. Soc. Roy. Ent. Belg. 95, XI—XII: 295—335.
D'Orchymont, A. (1911): Contribution a l'etude des genres *Sternolophus* Solier, *Hydrophilus* Leach, *Hydrous* Leach. — Mem. Soc. Ent. Belg. XIX, p. 53—72.
— (1929): Remarque au sujet de quelques *Spercheus* africaines. — Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. LXIX, p. 41—53.
— (1936): Scientific Results of the Vernay — Lang Kalahari Expedition March to September 1930. Hydrophilidae. — Ann. Transv. Mus. XVII, p. 109—116.
— (1936): Revision des «*Coelostoma*» (s. str.) non americains. — Mem. Mus. roy. Hist. nat. belg. II, 7: 1—38.
— (1937): Contribution a l'etude des Palpicornia IX (1). — Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. LXXVII, p. 213—255.
— (1939): Notes sur des Helochares africaines. — Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. LXXIX, p. 293—323.
— (1947): Report on Palpicornia (Coleoptera), Mr. Omer-Cooper's Investigation of the Abyssinian Fresh Waters (Hugh Scott Expedition). — Proc. Zool. Soc., CXVII, pt IV, p. 716—741.

Dr. Franz Hebauer, Wagnerstraße 4, D-8360 Deggendorf.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 163—170	Bonn, August 1988

Reproductive cycle and population structure of *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Insectivora, Soricidae) in the northern Iberian Peninsula

María José López-Fuster, Enrique Castién & Joaquín Gosàlbez

Abstract. In this paper the reproductive cycle and the population structure of *Sorex coronatus* is presented, based on 245 specimens (139 ♂, 106 ♀) captured in Quinto Real (Navarra) from September 1984 to August 1986. In the prospected territory the breeding season lasts from the end of February to the beginning of November, with a period of maximum activity in March-July. The ♂ generally reach sexual activity the same year they are born. In the case of the ♀, activity is mostly attained in the second calendar year. Nevertheless, those ♀ born in the first litters of the breeding season can reproduce before their first winter. The average number of embryos per litter is 3.692± 1.109 (n=13, 2—6). During her life, one ♀ can theoretically produce 3—4 litters. The characteristics of the reproductive cycle are reflected in the annual population structure of the species. In function of the appearance and disappearance of the specimens from the population, it is possible to assume that *S. coronatus* has a life span of 14—21 months.

Key words. Mammalia, Soricidae, *Sorex coronatus*, reproduction, population structure, northern Spain.

Introduction

The existence of chromosomic type A (*Sorex coronatus*) as a sibling species of *Sorex araneus* was first reported by Meylan in 1964. Since then, several types of studies have been carried out in order to determine the taxonomic-systematic status of the species and its phylogenetic relationships. The results obtained to date have enabled Hausser et al. (1985) to draw up a model of the process of speciation within the *araneus*-group (sensu Hausser 1976).

In spite of the amount of research already undertaken, the reproductive characteristics and population dynamics of the species are practically unknown. Bibliographical data dealing with these aspects are limited to works by Godfrey (1979) and López-Fuster (i. p.). However, those by Delost & Delost (1960) and Vericad (1970) may also be quoted although they refer to *S. araneus*, while their reports actually correspond to *S. coronatus*.

The greatest amount of information on the reproduction and populational structure of the European *Sorex* species come from northern and central Europe. One of the motives of the present study, however, has been to furnish data on the above aspects of a southern *Sorex* population.

The present paper analyses the reproductive cycle of *S. coronatus* in the northern Iberian Peninsula and comments on the population structure of the species throughout the annual cycle.

Material and Methods

The material analysed was made up of 245 specimens (139 ♂, 106 ♀) caught in Quinto Real (Navarra) from September 1984 to August 1986. The monthly distribution of these specimens was as follows: January: 17 ♂, 8 ♀; February: 15 ♂, 8 ♀; March: 18 ♂, 11 ♀; April: 15 ♂, 19 ♀; May: 9 ♂, 8 ♀; June: 12 ♂, 8 ♀; July: 13 ♂, 11 ♀; August: 15 ♂, 4 ♀; September: 6 ♂, 8 ♀; October: 5 ♂, 13 ♀; November: 5 ♂, 4 ♀; December: 9 ♂, 4 ♀.

The specific determination of the specimens has been carried out according to colouring and by means of the application of the discriminant function proposed by Hausser & Jammot (1974). In the studied area, *S. coronatus* is the only species representing the "*araneus*" group.

The specimens were caught at altitudes ranging between 700 and 1200 m, at the margins of a beech wood (*Fagus sylvatica*), preferably next to blackberry (*Rubus* sp.) bushes and heather (*Erica cinerea*, *E. vagans*, *Calluna vulgaris* and *Vaccinum myrtillus*).

The relative age of the specimens was calculated according to the relative wearing down of their teeth and the month of capture. Two age categories were established: 1K: individuals in their first calendar year, inmature or not, caught in the year they were born; 2K: individuals in their second calendar year, caught in the year following their year of birth.

The sexual activity of the specimens was evaluated according to the following characters: in the ♂, maximum testicular length and citological analysis of the testicular contents, by the Diff-Quick method (Gosàlbez, López-Fuster & Durfort 1979); in the ♀, state of the uteri and ovaries, the presence of embryos and *maculae cianosae* and the degree of mammary gland development.

The males with a high proportion of spermatozoids in their testicular contens are considered sexually active ♂, and the females with irrigated and dilated uteri, or which are pregnant or nursing, are sexually active ♀.

Results and Discussion

Table 1 shows the degree of sexual activity of *S. coronatus* according to sex, relative age and month of capture. The individual and the group variation in testicular length throughout the annual cycle is given in figure 1 and table 2, respectively.

Table 1: Degree of sexual activity of *Sorex coronatus* in the northern Iberian Peninsula, according to sex, relative age (1K: +, 2K: *) and month of capture. In.: inactive; Ev.: evidence of sexual activity (♂ with few spermatozoids in the testicular contents; ♀ with slightly developed uteri but neither pregnant nor nursing); Ac.: active; Pr.: pregnant; N.: nursing.

	♂			♀			
	In.	Ev.	Ac.	In.	Ev.	Pr.	N.
January	1*	—	15*	7*	1*	—	—
February	—	1*	14*	2*	5*	1*	—
March	—	—	18*	1*	5*	1*	1
April	3+	—	12*	6+	1*	5*	7*
May	4+	—	5*	1+	—	3*	4*
June	10+	—	2*	5+	—	1*	2*
July	10+	—	3*	6+	—	1*	4*
August	11+	1+	3*	2+	1+,1*	—	—
September	4+	1+	1*	4+,1*	—	1*	2*
October	3+	—	2*	10+,1*	1*	—	1+
November	1+	1+	2+,1*	3+	—	—	1*
December	1+	—	7+,1*	4+	—	—	—
Total	47+, 1*	3+, 1*	9+, 77*	41+, 12*	1+, 14*	13*	1+, 21*

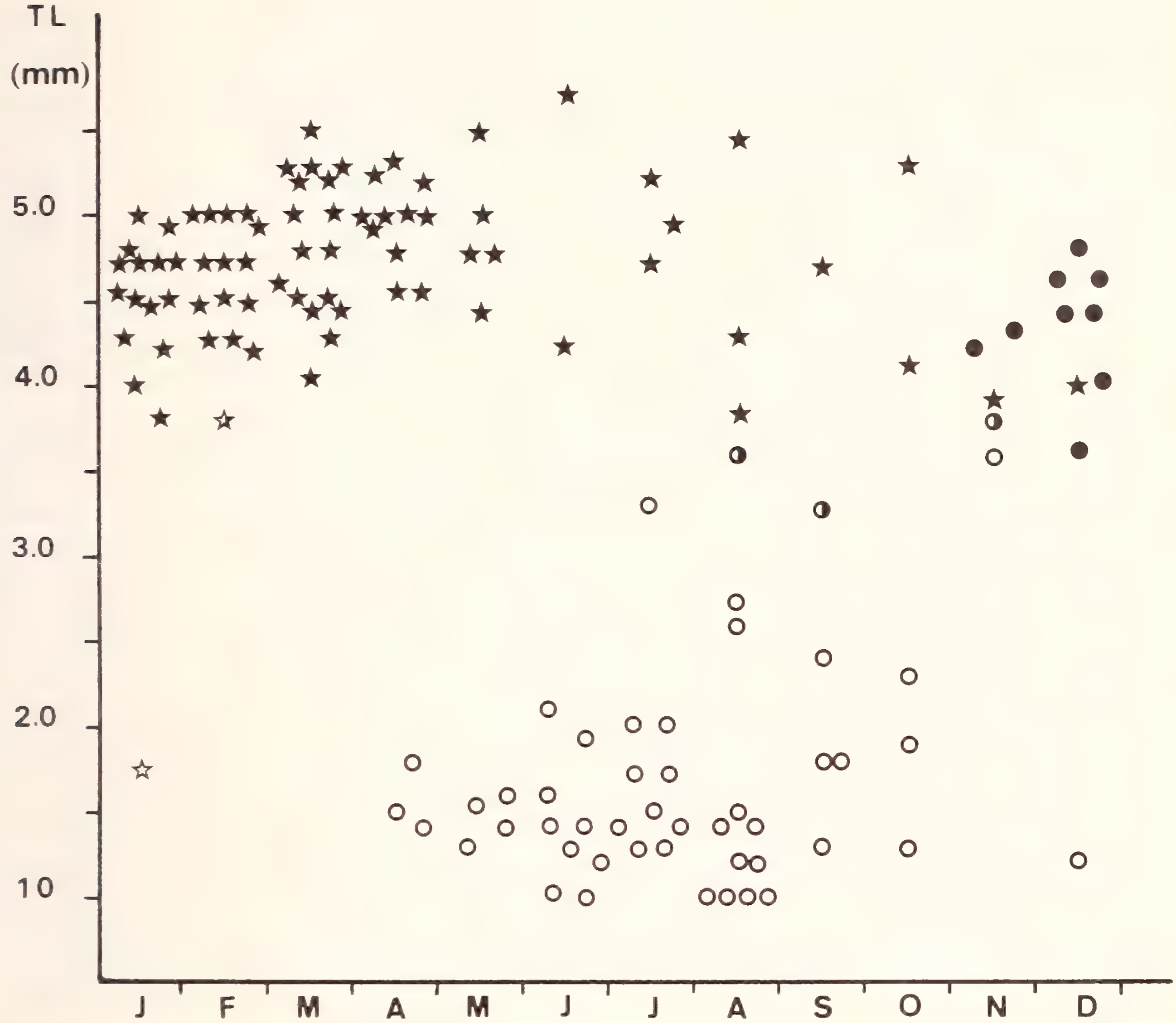


Figure 1. Variation of testicular length (TL) of *S. coronatus* in the northern Iberian Peninsula throughout the year. Inactive (○), semi-active (◑) and active (●) first-year-specimens. Inactive (☆), semi-active (✯) and active (★) second-year specimens (Semi-active = with reduced spermatogenic activity).

The results obtained indicate that the ♂ from 1K, or at least those born in the first litters of the breeding cycle, reach sexual maturity in their birth year. From the moment they appear in the population context (April) to October, the majority of these specimens (95.7 %, n = 45) are inactive, with testicular length ranging between 1.0 and 3.3 mm, and with no spermatozoids (Figure 1). However, from August onwards, certain spermatogenic activity is detected, growing more intense as autumn progresses, especially from November. In December, the majority of ♂ from 1K are sexually active (87.5 %, n = 7), with abundant spermatozoids; Table 1). Only the individuals born in the last litters of the reproductive cycle (October) do not reach sexual activity until mid-winter (January—February), in their second calendar year. As the first litters in the annual cycle are produced in March and the first young specimens with signs of spermatogenesis are caugth in August, it is possible to estimate that the ♂ reach sexual activity from 6 months onwards.

The specimens from 2K show sexual activity all through the year (Table 1, Figure 1). Testicular length ranges between 3.6 and 5.7 mm, with maximum average values between March and July. From July, the average testicular length drops slightly, but in no case is testicular reduction seen to occur.

Generally speaking, these results are similar to those obtained by Delost & Delost (1960) in France and López-Fuster (i.p.) in the Iberian north-east. However, it must be pointed out that Delost & Delost (1960) when referring to ♂ in *S. araneus* (to be taken as *S. coronatus*) report the existence of a period of sexual inactivity in November—December, although they do not rule out the possibility of spermatogenesis being permanent throughout the year. Vericad (1970) indicates the capture of only two inactive ♂, of unspecified age, in October and November respectively.

In the case of the ♀, the period of sexual activity lasts from the end of January to start of November, reaching maximum intensity in March—July (Table 1). In the population context, pregnant females are found from February (25. II.) to September (14. IX.), and nursing ones from March (17. III.) to November (6. XI.). The nursing ♀, caught in November, showed recent *maculae cianosae* (n = 3) which indicates that, on a population level, the gestation period can last, at least, until the end of October.

The results shown in Table 1 indicate that the ♀ in their second calendar year are responsable for reproduction (breeding), whereas the majority of ♀ from 1K remain inactive. Nevertheless, a small fraction of young ♀ (4.65 %, n = 2) reach sexual maturity in their year of birth. The capture of a nursing female from 1K, in October, indicates that maturity does, in some cases, become functional. It may be assumed that these ♀ belong to the group of those born in the first litters of the annual cycle (March) and therefore, at the point of reaching sexual maturity, their age is around 6—7 months. The ♀ born in following litters do not reach sexual activity until their second calendar year when their age is over 9—10 months.

Once the cycle of sexual activity is over, the mature ♀ gradually move into a state of sexual inactivity lasting from mid-November to the end of January. No case of winter reproduction has been found, which differs from the observations made by

Table 2: Statistical values of testicular length in *S. coronatus* in the northern Iberian Peninsula, according to relative age (1K, 2K) and month of capture.

	1K				2K			
	n	$\bar{x}$	s	range	n	$\bar{x}$	s	range
January					16	4.356	0.782	1.7—5.0
February					15	4.606	0.357	3.8—5.0
March					17	4.829	0.429	4.1—5.5
April	3	1.566	0.208	1.4—1.8	11	4.963	0.220	4.6—5.3
May	4	1.462	0.137	1.3—1.6	5	4.900	0.400	4.4—5.5
June	9	1.444	0.364	1.0—2.1	2	4.950	1.060	4.2—5.7
July	10	1.760	0.600	1.3—3.3	3	4.933	0.251	4.7—5.2
August	12	1.633	0.855	1.0—3.6	3	4.500	0.818	3.8—5.4
September	4	2.300	0.734	1.3—3.3	1	4.700	—	—
October	3	1.833	0.503	1.9—2.3	2	4.700	0.848	4.1—5.3
November	4	3.975	0.330	3.6—4.3	1	3.900	—	—
December	8	3.950	1.174	1.2—4.8	1	4.000	—	—

López-Fuster (i. p.) in the northeastern Iberian Peninsula. In France, Delost & Delost (1960) point out that the female anoestrous cycle lasts from the end of October to February, with complete involution of the genital tract.

No bibliographical references to litter in *S. coronatus* are known. In the sample analysed, the average number of embryos per litter ist 3.692 ± 1.109 (n = 13, 2—6), a much lower value than that observed for *S. araneus* in the northeastern Peninsula ($\bar{x}$ = 6.33, n = 3; Sans-Coma 1979). It must be pointed out that that litter size is exceptional in the Soricinae. For example, in *S. araneus*, *S. minutus* and *Neomys fodiens* average values of 6.0 embryos per litter have been reported (see e.g.: Vogel 1972; Röben 1969; Grainger & Fairley 1978; Brambell & Hall 1937; Michalak 1983).

According to the data obtained in the present study, it is not possible to establish exactly the number of pregnancies that a ♀ may undergo throughout her reproductive cycle. However, an estimate of the frequency of pregnancy, proposed by Emlen & Davis (1948), based on the formula $F = (T/V) \cdot \%$, may be made. In this expression, T is the reproductive period, considered in days; V is the number of days in which pregnancy is visible and % is the percentage of visible pregnant females in relation to the total of adult females during the period T. In the present case, T has been considered the period between 25th February (first pregnancy detected), and 14th September (last pregnancy confirmed), that is, 202 days. According to Godfrey (1979) pregnancy in *S. coronatus* last around 24—25 days. In order to calculate V, the days when pregnancy is not visible must be substracted from the above value (24—25). Given the lack of definite data on the species under study, the results obtained by Brambell (1935) on *S. araneus* have been taken into account. These indicate that 2/11 of the pregnancy period are not visible, as the fertilized ovules have still not been implanted in the uteri. Thus, in the case of *S. coronatus*, the term V could approximately equal 20 days (24.5—2/11 24.5).

The ratio of pregnant females according to the total number of adult females is 0.309 (13/42). By applying the values obtained to the formula by Emlen & Davis (1948), a pregnancy frequency of 3.12 ($F = 202/20 \cdot 0.309$) may be obtained. Since the average number of embryos per litter is 3.692, the potential average of individuals that a ♀ may conceive during the period considered by Wijngaarden's method (1954) is 11.519 ($F \cdot \bar{x}$ embryos/litter). According to the values calculated a ♀ may be assumed to produce 3 litters in her lifetime, or even 4 in those cases where sexual maturity is achieved in the year of birth.

The data furnished by Sans-Coma (1979) and López-Fuster (i. p.) on *S. araneus* in the Iberian north-east, enable a pregnancy frequency oscillating between 2.69 and 3.45 to be calculated, according to the proven nursing period and the probable one, respectively. According to these values, a ♀ could conceive an average of 19 individuals in an annual cycle. This value is higher than that obtained in *S. coronatus*, although it must be remembered that, according to Churchfield (1980), only 50 % of *S. araneus* in England survive the first two months of life. The importance of juvenile mortality in *S. coronatus* is still unknown.

The characteristics of the reproductive cycle are reflected in the population structure shown by the species throughout the annual cycle (Table 3). The beginning of the gestation period (February) leads to the first individuals of the year appearing in the population context, in mid-April, once they have left the nest. Their stay in the nest lasts approximately 20—25 days. As a result of the successive litters that are born during the breeding season, the proportion of young individuals (1K) increase considerably from June onwards. From this moment, the first year specimens make up the majority of the population (Table 3). This relative increase is favoured by the slow disappearance of adult individuals (2K). This phenomenon is clearly detected from June, reaching maximum intensity in December. However, it must be taken into account that species behaviour during the breeding period (birth, nursing and care of the newborn individuals) means an increase in the possibility of catching young specimens during this period.

By the start of winter, an almost complete renewal of the population structure has taken place. Thus, at the beginning of the second year, the population is exclusively made up of adult specimens (2K), born the previous year, which form the reproductive potential of the species.

The data obtained in the present paper reveals the existence of important differences between *S. coronatus* and *S. araneus*, previously reported by López-Fuster (i. p.). In the Iberian Peninsula, *S. araneus* does not reach sexual maturity until the year after birth. The reproductive period of the species stretches from April to October, with a proven nursing period from June to August. In *S. coronatus*, the ♂ show sexual activity in the year of birth itself, and some ♀ may reproduce before the first winter is over. In the populational context, the reproductive cycle lasts from the end of February to the beginning of November, reaching peak activity between March and July. The implications derived from the differences between both species are discussed by López-Fuster (i. p..).

No three-year specimen was caught, in the sample analysed. According to the moment of appearance and disappearance of individuals in the population context, the average life span of *S. coronatus* in the study area ranges between 14 and 21 months.

Table 3: Population structure of *S. coronatus* in the northern Iberian Peninsula throughout the year. 1K: first-calendar-year specimens; 2K: second-calendar-year specimens.

	1K		2K		
	n	%	n	%	N
January	—	—	25	100.00	25
February	—	—	23	100.00	23
March	—	—	29	100.00	29
April	9	26.47	25	73.53	34
May	5	29.41	12	70.50	17
June	15	75.00	5	25.00	20
July	16	66.67	8	33.33	24
August	15	78.95	4	21.05	19
September	9	64.29	5	35.71	14
October	14	77.78	4	22.22	18
November	7	77.78	2	22.22	9
December	12	92.31	1	7.69	13
Total	102	41.63	143	56.37	245

Acknowledgement

The authors wish to thank Prof. Dr. Valentín Sans-Coma (Málaga) for reading the manuscript and for his helpful suggestions.

Zusammenfassung

Es werden Angaben gemacht sowohl über den Fortpflanzungszyklus als auch über die Populationsstruktur von *Sorex coronatus* aufgrund der Bewertung von 245 Exemplaren (139 ♂, 106 ♀). Die Spitzmäuse wurden in Quinto Real (Navarra) von September 1984 bis August 1986 gesammelt. In diesem Gebiet dauert die Vermehrungsperiode der Art von Ende Februar bis Anfang November, jedoch prägt sich die Fortpflanzungsintensität in den Monaten März—Juli am stärksten aus. Des öfteren erreichen die ♂ Geschlechtsreife schon im 1. Kalenderjahr (1K), die ♀ dagegen im 2K. Nur die ♀ der ersten Jahreswürfe können sich vor dem 1. Winter fortpflanzen. Der Gesamtmittelwert der Embryonen je Wurf beträgt 3.692± 1.109 (n = 13, 2—6). Im Laufe des Lebens kann ein ♀ durchschnittlich 3 bis 4 Würfe gebären. Die Dynamik der Populationsstruktur läßt sich aufgrund der Merkmale des Fortpflanzungszyklus gut deuten. Die Lebensdauer von *S. coronatus* wird auf 14 bis 21 Monaten geschätzt.

References

Brambell, F. W R. (1935): Reproduction in the Common Shrew (*Sorex araneus*, Linnaeus). I. The Oestrus Cycle of the Female. — Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 225: 1—50.

— & K. Hall (1937): Reproduction of the Lesser Shrew (*Sorex minutus* Linnaeus). — Proc. zool. Lond. 1936: 957—969.

Churchfield, S. (1984): Population Dynamics and Seasonal Fluctuations in Numbers of the Common Shrew in Britain. — Acta theriol. 25: 415—424.

Delost, H. & P. Delost (1960): Sur les variations saisonnières de l'activité sexuelle des musaraignes. — J. Physiologie 52: 223—233.

Emlen, J. T. & D. E. Davis (1948): Determination of reproductive rates in rat populations by examination of carcasses. — Physiol. Zool. 21: 59—65.

Godfrey, G. K. (1979): Gestation period in the Common shrew, *Sorex coronatus* (*araneus*) *fretalis*. — J. Zool. Lond. 189: 548—551.

Gosàlbez, J., Mª J. López-Fuster & M. Durfort (1979): Ein neues Färbungsverfahren für Hodenzellen von Kleinsäugetieren. — Säugetierkdl. Mitt. 27: 303—305.

Grainger, J. P. & J. S. Fairley (1978): Studies on the biology of the Pygmy shrew *Sorex minutus* in the West of Ireland. — J. Zool. Lond. 186: 109—141.

Hausser, J. (1976): Contribution à l'étude des Musaraignes du genre *Sorex* (Cytotaxonomie, Morphologie, Répartition). — Thèse de Doctorat. Université de Genève, 89 pp.

—, F. Catzeflis, A. Meylan & P. Vogel (1985): Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora). — Acta Zool. Fennica 170: 125—130.

— & D. Jammot (1974): Etude biométrique des machoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continental (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 38: 324—343.

López-Fuster, Mª J. (i. p.): Reproductive Strategy of the Millet's Shrew (*Sorex coronatus* Millet, 1828) versus the Common Shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) in the Northeast of the Iberian Peninsula. — Zool. Abh. Dresden.

Meylan, A. (1964): Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mammalia, Insectivora). — Revue suisse Zool. 71: 903—983.

Michalak, I. (1983): Reproduction, Maternal and Social Behaviour of the European Water Shrew under Laboratory Conditions. — Acta theriol. 28: 3—24.

Röben, P. (1969): Die Spitzmäuse (Soricidae) der Heidelberger Umgebung. — Säugetierkdl. Mitt. 17: 42—62.

Sans-Coma, V. (1979): Beitrag zur Kenntnis der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linné, 1758, in Katalonien, Spanien. — Säugetierkdl. Mitt. 27: 96—106.

Vericad, J. R. (1970): Estudio faunístico y biológico de los Mamíferos montaraces del Pirineo. — P. Cent. pir. Biol. exp. Vol. 4, Jaca, 231 pp.

Vogel, P. (1972): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). — Verh. Naturforsch. Ges. Basel 82, 2: 165—192.

Wijngaarden, A. (1954): Biologie en bestrijding von de Woelrat, *Arvicola terrestris terrestris* (L.) in Nederland. — Med. Nr. 123 plziektenk. Dienst. Wageningen.

Dra. María José López-Fuster, Departamento de Biología Animal (Vertebrados), Facultad de Biologia, Universidad de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028-Barcelona, Spain.
Lic. Enrique Castién, Sociedad de Ciencias Aranzadi, Sección Vertebrados, Plaza Ignacio Zuloaga, s/n, San Sebastián, Spain.
Prof. Dr. Joaquín Gosàlbez, Departamento de Biología Animal, Cátedra de Vertebrados, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Ciudad Universitaria, 28040-Madrid, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 171—177	Bonn, August 1988

Ein neuer Rivulide aus Bolivien: *Rivulus bolivianus* n. sp. (Pisces: Cyprinodontiformes: Rivulidae)

Lothar Seegers

Abstract. *Rivulus bolivianus*, a new species of the genus *Rivulus* Poey 1858 is described from the catchment of the Rio Mamoré from near the town of Trinidad, Bolivia. This species belongs to the *Rivulus ornatus/R. punctatus*-group to which most probably *R. beniensis* belongs as well. The relationship between these taxa is discussed, there are differences in morphology, meristics and — most important — colour patterns. Comments are made on the occurrence and ecology of the new species.

Key words. Pisces, Rivulidae, *Rivulus bolivianus*, taxonomy, new species.

Die Gattung *Rivulus* Poey, 1858 ist von Florida im Norden (*Rivulus ocellatus* Hensel, 1868, Synonym: *R. marmoratus*) über Mittelamerika sowie die Westindischen Inseln und fast den gesamten südamerikanischen Kontinent östlich der Anden bis nach Argentinien (*R. punctatus* Boulenger, 1895) verbreitet. Chile ist das einzige Land, in dem nach bisheriger Kenntnis keine *Rivulus*-Arten vorkommen. Wenn man einen Vergleich mit den nördlichen bzw. östlichen Nachbarländern Peru und Brasilien zieht, so sind aus Bolivien bisher vergleichsweise wenige Arten aus dieser Gattung beschrieben worden. Das erste von dort bekanntgewordene Taxon ist *Rivulus beniensis* Myers, 1927 mit der als Unterart beschriebenen Form *R. b. lacustris* Myers, 1927. Weiterhin wurden *Rivulus punctatus* Boulenger, 1895 und eine Form aus der *R. limoncochae/R. rubrolineatus*-Gruppe aufgefunden, wobei die erstere Art im Süden Südamerikas von Brasilien bis Argentinien und Uruguay eine weite Verbreitung hat, die Form aus der *R. limoncochae*-Gruppe dagegen bisher noch unbeschrieben ist. *Rivulus roguaguae* Pearson & Myers in Pearson, 1924 gehört in die Gattung *Trigonectes* Myers, 1927. Insgesamt sind also bis heute 2 oder 3 Arten und eine Unterart in Bolivien nachgewiesen, doch ist durchaus damit zu rechnen, daß noch nicht alle Formen bekannt sind.

Im August 1985 bereisten die Herren Horst Linke und Dr. Wolfgang Staeck, Berlin, das Land Bolivien, um vor allem Cichliden aufzusammeln. Dabei brachten sie auch Rivulidae mit, von denen eine *Rivulus*-Art bisher noch unbeschrieben war. Ich möchte beiden Herren herzlich für die Überlassung der konservierten Tiere danken; Dr. Staeck machte überdies einige wichtige Angaben zur Ökologie der neuen Art. Herr Dr. Busse, ZFMK Bonn, übersetzte freundlicherweise die Zusammenfassung ins Spanische, ihm möchte ich hier ebenfalls danken.

Das Typenmaterial befindet sich im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK).

Rivulus bolivianus n. sp.

Holotypus: ♂ (ZFMK 14.602), Lagune „Suarez", ca. 4 km SO Trinidad, Einzug des Rio Mamoré, Bolivien (ca. 64° 55' W, 14° 55' S, Fundortcode B 7/85). Leg. H. Linke und Dr. W. Staeck 24. VIII. 1985. Ttl. 31.0 mm, Stdl. 24.1 mm.

Paratypen: 2 ♂ (ZFMK 14.603—14.604) und 5 ♀ (ZFMK 14.605—14.609), zusammen mit dem Holotypus gesammelt. Ttl. 23.2—32.0 mm, Stdl. 18.2—24.7 mm.

Maße und meristische Daten: Siehe Tabelle 1.

Diagnose: Es handelt sich um eine kleinbleibende Rivuliden-Art aus der Gattung *Rivulus* Poey, 1858, die in die *Rivulus punctatus* Boulenger, 1895 -Artengruppe einzuordnen ist. Die Fische sind schlank, die unpaaren Flossen zurückgesetzt, und Kopf sowie Caudale sind vergleichsweise lang. Ein wesentlicher Unterschied zu verwandten Arten besteht in dem charakteristischen Zeichnungs- und Färbungsmuster.

Beschreibung: Die generelle Körperform entspricht derjenigen der meisten kleinbleibenden *Rivulus*-Arten. D 6, A 11—13 (3x 11, 4x 12, 1x 13), die Dorsale beginnt über dem 9. bis 10. Strahl der Anale. Es befinden sich 32 bis 34 Schuppen in der Seitenlinie, 11—12 Schuppen in der Transversalreihe und etwa 25—26 Schuppen vor der Dorsale bis zum Kopf. Die meisten, jedoch nicht alle, Schuppen der Seitenlinie sind mit Poren versehen, diese Linie ist also häufig unvollständig. Der Kopf ist vergleichsweise lang, die Schnauze bis zum Auge kurz, das Auge selbst sehr groß. Der Körper ist langgestreckt und nicht sehr hoch. Die Dorsale und Anale sind verhältnismäßig klein, ebenso die Ventralen. Diese erreichen die Anale nicht. Die Pectoralen sind groß. Die Caudale ist ebenfalls großflächig, jedoch nicht rund, sondern mehr oval-lanzettförmig, ohne irgendwelche Flossenauszüge. Ihre Länge beträgt etwa knapp ⅓ der Körperlänge. Die ♀ sind etwas gedrungener als die ♂, der Vorderkörper ist bei ihnen voller. Dennoch ist kein sehr ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus vorhanden, allenfalls ein Ansatz hierzu.

Tabelle 1: Morphometrische und meristische Daten von *Rivulus bolivianus* n. sp. Maße in mm (Standardlänge) und in %, bezogen auf die Standardlänge.

	Holotypus	3 ♂ und 5 ♀	x̄
Standardlänge (mm)	24,1	18,2— 24,7	—
Gesamtlänge	128,6	126,8—136,9	130,1
Körperhöhe	19,9	19,6— 21,6	20,6
Schwanzstielhöhe	12,4	12,4— 15,0	13,7
Kopflänge	24,5	24,5— 29,9	26,9
Schnauzenlänge	7,9	5,2— 7,9	6,2
Augendurchmesser	5,8	5,8— 9,4	7,7
Zwischenaugenabstand	11,6	11,6— 15,6	13,9
Schnauze—Dorsale	78,8	76,4— 82,4	79,6
Schnauze—Anale	62,7	61,5— 67,0	64,3
Schnauze—Ventralen	52,7	50,5— 54,6	53,3
Linea lateralis	34	32 — 34	32,8
Linea transversalis	11	11 — 12	11,1
Praedorsalschuppen	26	25 — 26	26
Anale	12	11 — 13	11,8
Dorsale	6	6	6
D/A	1/10	1/9—1/10	1/9,6

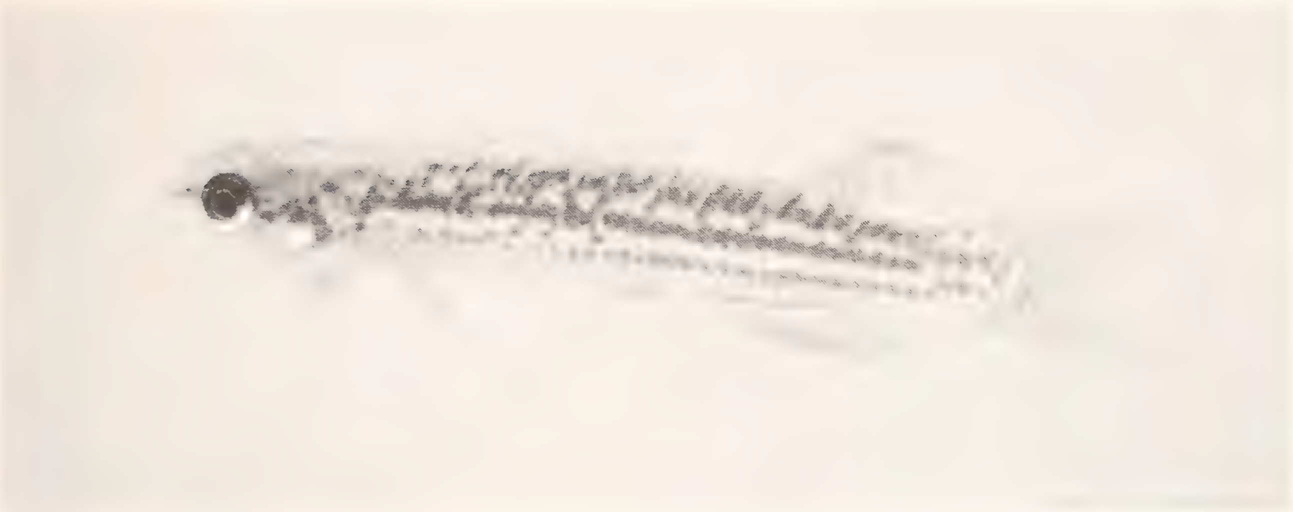


Abb. 1: ♂ von *Rivulus bolivianus* n. sp., am Typenfundort aufgenommen.

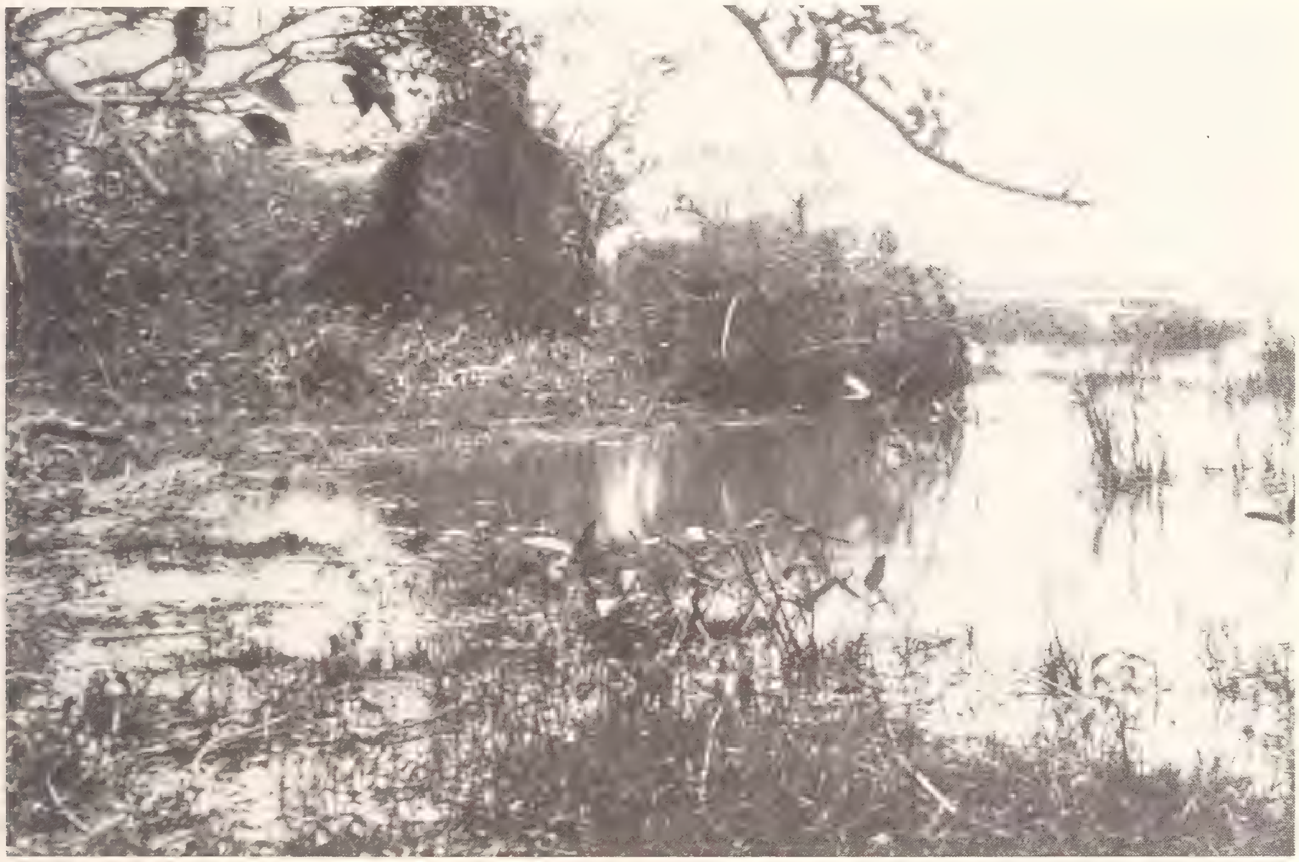


Abb. 2: Typenfundort von *Rivulus bolivianus* n. sp., Flachwasserbereich der Laguna „Suarez", ca. 4 km SO Trinidad, Bolivien. Fotos: W. Staeck.

Färbung in Alkohol (etwa zweieinhalb Jahre nach Beginn der Konservierung): Grundfarbe des Körpers der ♂ ist ein gelbliches Graubraun. Darüber finden sich drei mittelbraune Längsstreifen, die auf dem Vorderkörper zusammenlaufen. Vom Maul über das Auge zieht sich ein zügelartiger dunkler Streifen bis über den Kiemendeckel oberhalb der Pectoralen auf den Körper. Dieser Streifen ist nicht sehr scharf abgegrenzt und auf dem Kiemendeckel sehr verwaschen. Der Bauch ist weißlich. Die Flossen sind weitgehend farb- und zeichnungslos, nur die Außenränder zeigen etwas dunklere Tönungen, in der Afterflosse findet sich körpernah ein dunkler Längsstreifen. Die Caudale kann innen kleine dunkle Makel zeigen.

Die ♀ sind ähnlich gefärbt, doch laufen die erwähnten drei Körperlängsstreifen stärker ineinander, so daß häufig eine Marmorierung festzustellen ist, die bei manchen Exemplaren sehr intensiv sein kann. Gelegentlich finden sich auf dem Oberkörper mehr oder weniger deutlich kurze schräge von oben hinten nach unten vorne gerichtete Streifen. Charakteristisch sind auch sogenannte „*Rivulus*-Flecken", schwarze Flecken in der oberen Schwanzflossenwurzel, denen oft kleine helle Flecken vorgeordnet sind und die für die ♀ vieler *Rivulus*-Arten typisch sind.

Färbung im Leben: Das Farb- und Zeichnungsmuster lebender Tiere erfolgt hier nach einem Foto eines am Fundort aufgenommenen ♂, das Herr Dr. Staeck zur Verfügung stellte (siehe Abb. 1). Danach haben die ♂ eine gelblich-olivfarbene Grundfarbe, zum Rücken mehr ins Bräunliche übergehend, zum Bauch hin heller. Über die Seiten ziehen sich drei rotbraune Längsstreifen, von denen der mittlere am kräftigsten ist und vom oberen Kiemendeckel bis in die Schwanzwurzel verläuft. Abgegrenzt durch einen ebenso breiten helleren Streifen findet sich zum Rücken hin ein etwas nach hinten versetzt beginnender zweiter Längsstreifen. Dieser wird durch kleine nach vorne unten gerichtete Querstreifen unterbrochen, von denen etwa 7—8 länger sind und bis zum mittleren Längsstreifen reichen. Vermutlich ist dieses Merkmal individuell sehr variabel. Unterhalb des mittleren Längsstreifens findet sich im gleichen Abstand ein schwächerer dritter, der hinter den Brustflossen beginnt und sich ebenfalls in den Schwanzstiel zieht. Gelegentlich kann bauchwärts ein weiterer Längsstreifen angedeutet sein, der jedoch nicht besonders markant ist. Die Dorsale und die Anale sind zum Rand hin gelblich-olivfarben und rauchgrau gesäumt. Zum Körper hin ziehen sich 1—2 rötliche Längsstreifen vor allem durch die Anale, aber auch — weniger deutlich — durch die Dorsale. Diese Längsstreifen setzen sich eigentlich aus einer Reihe von Punkten auf der Flossenmembran zusammen. Die Ventralen sind gelb, die Pectoralen durchscheinend. Die Caudale ist grüngelblich-transparent, nach außen rauchgrau. Zur Caudalenwurzel hin treten zahlreiche mehr oder weniger schwach deutlich werdende dunkle Makel auf. Die Iris ist im oberen Bereich schwarz, unten goldgelb. Um das Maul zieht sich ein dunkler Streifen, der sich auf den Kiemendeckeln in dunklen und nicht sehr kontrastreichen Punkten auflöst.

Die Färbung lebender ♀ ist nicht bekannt, doch dürften sie zum Rücken hin braun marmoriert sein und den typischen „*Rivulus*-Fleck" in der oberen Schwanzflossenwurzel zeigen.

Beziehungen und Diskussion: Zu vergleichen ist die neue Art mit den bisher bekannten kleineren Arten aus dem *Rivulus ornatus*- bzw. *R. punctatus*-Formenkreis des zentralen und südlichen Südamerika. *Rivulus ornatus* Garman, 1895 unterscheidet sich ebenso wie der ebenfalls im Amazonaseinzug beheimatete, nahe verwandte *Rivulus speciosus* Fels & de Rham, 1981 von *R. bolivianus* durch die andere Färbung von Körper und Flossen, aber auch meristisch, denn bei diesen beiden Arten steht die Dorsale gegenüber der Anale deutlich weiter zurück, mitunter steht sie sogar hinter der Analen (D/A = 1/11 — 1/11+1), bei *R. bolivianus* dagegen über dem drittletzten Analstrahl (D/A = 1/10). Bei *R. punctatus* ist ebenfalls das Färbungs- und Zeichnungsmuster ein anderes, so zeigt der Fisch keine Längsstreifen, sondern auf dem Körper ein Winkel- oder Punktemuster, in der Schwanzflosse senkrechte Strei-

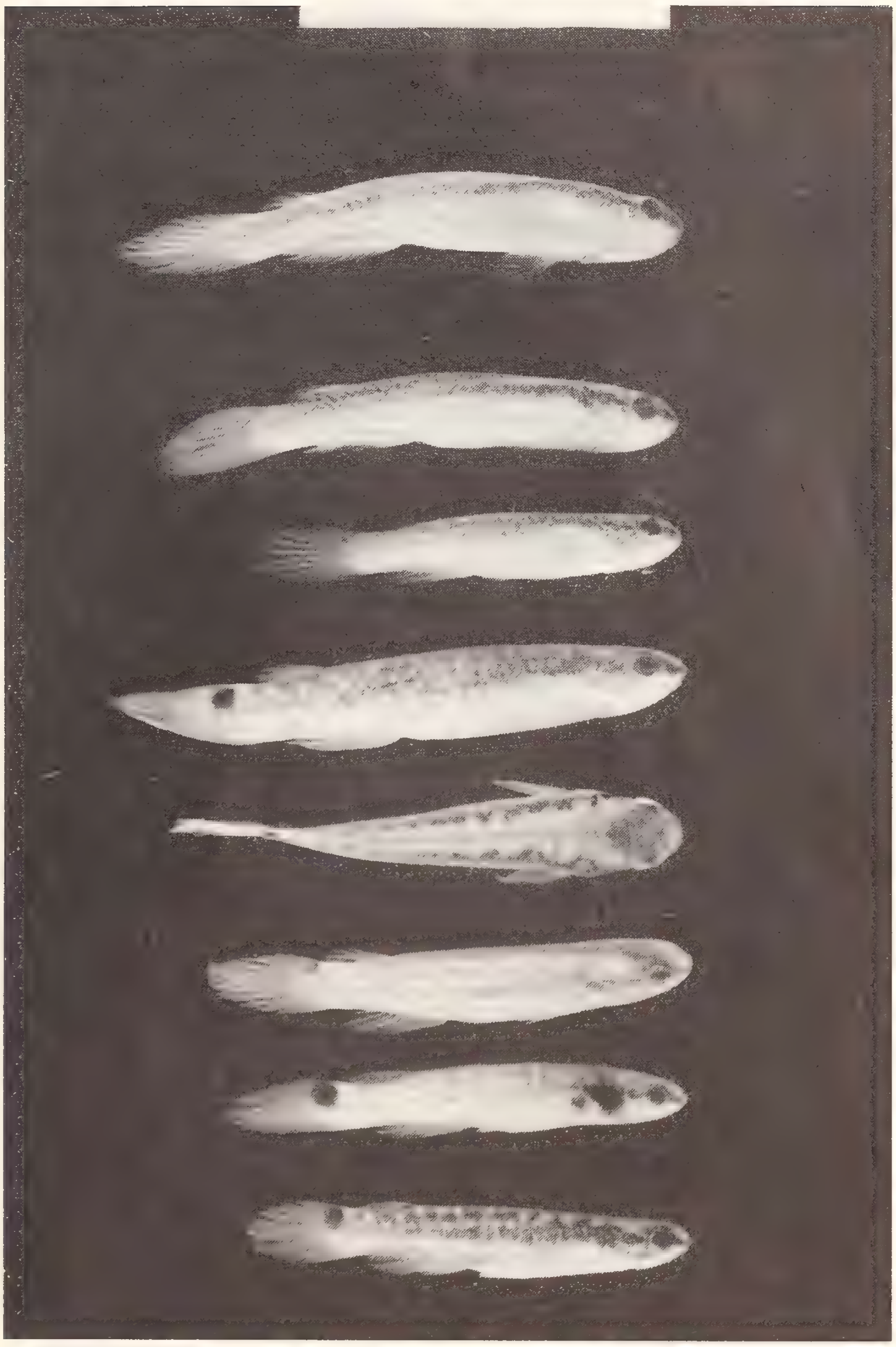


Abb. 3: Typenserie von *Rivulus bolivianus* n. sp. Oben der Holotypus (ZFMK 14.602), darunter 2 ♂, die unteren 5 Paratypen sind ♀. Foto: L. Seegers.

fen, die auch zu länglichen Makeln und Punkten aufgelöst sein können, immer aber recht deutlich hervortreten. Diese Art besitzt außerdem mit 30—31 gegenüber 32—34 weniger Schuppen in der Längsreihe und auch einen etwas kürzeren Kopf. Alle genannten Arten sind fernerhin insgesamt etwas kürzer und gedrungener als *R. bolivianus* (Farbbilder von *R. ornatus* und *R. punctatus* siehe bei Seegers in Baensch & Riehl, 1985, Seite 683 und 685). Zu vergleichen ist *R. bolivianus* weiterhin auch mit *R. beniensis* Myers, 1927, einer Art, zu der der gleiche Autor auch die Unterart *R. b. lacustris* Myers, 1927 beschrieb. Mit diesen Taxa setzten sich auch Fels & Huber (1985) auseinander und bildeten die Typen bzw. einen Teil der Typen auch in Farbe ab und machten weiterhin meristische und morphometrische Angaben, denn in der Originalbeschreibung von Myers sind diese Angaben so spärlich, daß danach diese Fische nicht zu identifizieren sind. Nach Fels & Huber unterscheidet sich *R. bolivia-*

nus von *R. b. beniensis* morphometrisch praktisch nicht, meristisch sind mehr Schuppen in der Transversalreihe (11—12 gegenüber 8—9) und weniger in der Längsreihe (32—34 gegenüber 33—35) vorhanden, doch könnten sich auch diese Werte bei größeren Stichproben möglicherweise decken. Aber auch die Flossenstrahlen sind etwas unterschiedlich in der Anzahl, *R. bolivianus* besitzt D = 6 gegenüber 7—8 bei *R. b. beniensis.* Das Farbbild der Typen UMMZ 66358 (Fig. 5) zeigt, daß die Zeichnung eine ganz andere ist, indem *R. b. beniensis* vor allem bei den ♂ eine höhere Anzahl deutlicher schmaler Längsstreifen aufweist. Diese Längsstreifen werden von Fels & Huber auch im Text (S. 36) erwähnt, und es wird von den Autoren angenommen, daß sie im Leben rot gewesen sein dürften. Dieses Farb- und Zeichnungsmuster erklärt auch, warum die Fische von Pearson (1924: 51) zunächst als *Rivulus strigatus* eingeordnet worden waren. Die Subspecies *R. b. lacustris* entspricht vom Phänotypus her hinsichtlich morphologischer und meristischer Werte der neuen Art etwas stärker, wenn auch die Angaben der Tabelle I bei Fels & Huber einen etwas längeren Vorderkörper für *R. b. lacustris* ausweisen. Allerdings konnten nur zwei Exemplare dieses Taxons untersucht werden. Auch hier liegen die Schuppenwerte in der Transversalreihe mit 9 niedriger als bei *R. bolivianus.* Jedoch entspricht die Zeichnung von *R. b. lacustris* weitgehend der Nominatform, indem nämlich bei den ♂ deutlich zahlreiche Längsstreifen auftreten. Bei beiden Formen von *R. beniensis* ist auch nicht der bei *R. bolivianus* erkennbare „Zügel" vorhanden, also das dunkle Band, das sich vom Maul durch das Auge bis auf die Kiemendeckel zieht, und auch die Caudale ist viel stärker abgerundet. Diese beiden letzten Merkmale, der beschriebene dunkle „Zügel" und die mehr länglichen Caudale, zeigen hingegen wie *R. bolivianus* auch die beiden in der Fig. 6 bei Fels & Huber abgebildeten Exemplare. Die Beschriftung weist sie als „*Rivulus beniensis* s. lat. 2 exemplaires types de la série UMMZ 204381" aus. Sie gehören jedoch nicht zur eigentlichen Typenserie von *R. b. beniensis* oder *R. b. lacustris*, sie wurden erst 1984 aufgesammelt. Insgesamt entsprechen sie wesentlich deutlicher der hier beschriebenen Art, doch läßt das Zeichnungsmuster auch bei ihnen mehr Längsstreifen erkennen, als sie *R. bolivianus* aufweist. Weil diese Exemplare nur wenig länger konserviert sind als diejenigen von *R. bolivianus*, dürfte auch keine Änderung des Zeichnungsmusters aus Konservierungsgründen vorliegen.

Biotop und Begleitfauna: Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. Staeck fanden sich die Fische im Flachwasserbereich der Laguna „Suarez" (Abb. 2). Dieser See mißt etwa 3x3 km und ist verhältnismäßig flach, das Wasser ist lehmig-trüb. Eine etwa 5—10 m breite Flachwasserzone von 5—20 cm Tiefe war zumindest an der aufgesuchten Stelle vorhanden. *Rivulus bolivianus* wurden im Ufersaum bei bis etwa 5 cm Wasserstand zwischen Blättern und Pflanzenresten gefangen.

Eine Wasseranalyse vor Ort am 24. VIII. 85 um 12.00 Uhr ergab die folgenden Werte: Lufttemperatur: 29,4 °C, Wassertemperatur: 29,0 °C, im Flachwasserbereich 31,1 °C. Die Leitfähigkeit betrug bei 29 °C 14µS, der pH-Wert 6,4; Gesamthärte und Karbonathärte lagen unter 1 ° und damit an der Nachweisgrenze.

Die mit *R. bolivianus* gefangene Ichthyofauna bestand aus *Pyrrhulina brevis australis* (Eigenmann & Kennedy, 1903), *P. vittata* Regan, 1912, *Laetacara dorsigera* (Heckel, 1840), *Apistogramma linkei* Koslowski, 1985 und *A. staecki* Koslowski, 1985, sowie Jungtieren von *Crenicichla semicincta* Steindachner, 1892.

Zusammenfassung

Aus der Umgebung der Stadt Trinidad in Bolivien, im Einzug des Rio Mamoré, wird eine neue Art aus der Gattung *Rivulus* Poey, 1858 beschrieben: *Rivulus bolivianus* n. sp. Sie ist in den Formenkreis kleiner Arten aus der *Rivulus ornatus/R. punctatus*-Gruppe einzuordnen, zu dem vermutlich auch *R. beniensis* gehört. Die Verwandtschaft zu diesen Taxa wird diskutiert. Unterschiede finden sich in der Morphologie bzw. den meristischen Werten, vor allem aber im Farbmuster. Weiterhin werden einige Daten zum Vorkommen und zur Ökologie der neuen Art gegeben.

Resumen

Se describe una nueva especie del género *Rivulus* Poey 1858 de los alrededores de Trinidad en Bolivia. *Rivulus bolivianus* n. sp. coresponde al grupo de pequeñas especies del grupo *Rivulus ornatus — R. punctatus* al cual probablemente también pertenece *R. beniensis*. Se discute la relación con estos taxones encontrándose diferencias morfológicas y merísticas, pero sobre todo en la coloración. Se añaden datos sobre distribución y ecología de la nueva especie.

Literatur

Fels, J. F. & J. H. Huber (1985): Description d'une espèce nouvelle de *Rivulus* du Pérou, *R. derhami* n. sp. et nouvelle description de *R. beniensis* Myers, 1927 (Pisces, Cyprinodontidae). — Rev. fr. Aquariol. 12 (2): 33—38.

Myers, G. S. (1927): Description of new South American freshwater fishes. — Bull. Mus. comp. Zool. 68 (3): 107—135.

Pearson, N. E. (1924): The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the Rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford Expedition. — Studies Indiana Univ. 11 (64): 1—83, 12 pl.

Seegers, L. (1985): Killifische, Eierlegende Zahnkarpfen. In: Baensch, H. A. & R. Riehl: Aquarienatlas, Band 2: 582—701, Mergus-Verlag, Melle.

Lothar Seegers, Grenzstraße 47b, 4220 Dinslaken.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 179—219	Bonn, August 1988

Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea)*

Hans Ulrich

Abstract. Skeleton and musculature of the hypopygium of *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea) are described and figured, with additional notes on external morphology of the pregenital segments and the female postabdomen, mating position and interlocking of parts during copulation. Functions and homologies of parts are discussed as well as the phylogenetic significance of characters. The hypopygium of the species studied presents some synapomorphies shared with Dolichopodidae and numerous autapomorphous characters. A pair of bicellular gland organs of the hypandrium are interpreted to be modified setae and autapomorphous formations, their homology with the gonostyli of the brachycerous groundplan is doubted. The hypandrial (or dorsal) bridge is much or even entirely reduced. Contrary statements by Hennig, 1976, are due to confusion of external and internal skeletal structures.

Key words. Diptera, Empidoidea, *Microphor*, genitalia, skeleto-muscular system, glands, adult morphology, phylogeny.

Einleitung

In seiner Arbeit zur Morphologie des Hypopygiums von *Lonchoptera lutea* (Panzer) zog Hennig (1976) Vergleiche mit zahlreichen anderen Dipteren und bildete in diesem Zusammenhang auf S. 29 und 32 das Hypopygialskelett von *Microphor holosericeus* (Meigen) ab (Abb. 30—37, als *Microphorus velutinus* Macquart). Seine Figuren geben die Umrisse der äußerlich erkennbaren Teile gut wieder; sie sind aber insofern im meist üblichen Stil gehalten, als sie der Natur des Kutikularskeletts als eines lückenlosen Überzugs der Körperoberfläche, über die alle Teile miteinander zusammenhängen müssen, nicht Rechnung tragen und nicht klar zwischen sklerotisierten Flächen, äußeren Fortsätzen und Teilen des eingefalteten Innenskeletts unterscheiden. Da die Abbildungen zudem nur knapp beschriftet sind und eine ergänzende Beschreibung im Text praktisch fehlt, reichen die von Hennig gegebenen Informationen nicht aus, um eine Vorstellung vom Bau des Hypopygiums dieser Art in der Weise zu vermitteln, wie ich sie in früheren Arbeiten von anderen Empidoidea zu geben versuchte (Ulrich 1972—1983).

Collin (1961) bildete den Phallusapparat von *Microphor holosericeus*, Chvála (1983, 1986) Teile des Hypopygiums aller bekannten paläarktischen *Microphor*-Arten ab. Chvála erkannte die bislang übersehene Asymmetrie des Periandriums. Die Darstellungen beider Autoren beschränken sich weitgehend auf Gestaltmerkmale als Hilfen für die Artbestimmung und erwiesen sich, wie die Zeichnungen Hennigs, als nützlich für die Beurteilung der Variabilität des eigenen Untersuchungsmaterials, sie tragen aber auch nicht mehr zu einem vertieften Verständnis der Konstruktion bei.

---

*) Herrn Prof. Dr. E. Lindner, dem Nestor der Dipterologie, anläßlich seines 100. Geburtstags am 7. April 1988 gewidmet.

Eine Bearbeitung des Thorax von *Microphor holosericeus* (Ulrich 1984) bestätigte, daß die von Colless (1963) erstmals geäußerte und von Hennig (1971) sowie Chvála (ab 1981) bekräftigte Annahme enger phylogenetischer Beziehungen zu den Dolichopodiden gut begründet ist, und zeigte andererseits, daß *Microphor* in zahlreichen Merkmalen noch weitgehend dem Grundplan der Empidoidea gleicht. Es war deshalb zu erwarten, daß sein Hypopygium ebenfalls zum Verständnis des Grundplans sowohl der Dolichopodiden als auch der Empidoidea beitragen kann. Da mir von *Microphor holosericeus* reichliches Material zur Verfügung stand, erschien es lohnend, das Hypopygium dieser Art nachzuuntersuchen.

Infolge der geringen Größe des Objekts und eines ungewöhnlich komplizierten Aufbaus gestalteten sich die Untersuchungen schwierig und zeitraubend. Sie ergaben weitgehende Autapomorphien, die den Wert eines Vergleichs mit anderen Familien einschränken, und nur wenige Übereinstimmungen mit den Dolichopodiden, die mit einiger Wahrscheinlichkeit auf Synapomorphie zurückgeführt werden können. Andererseits lehren die Befunde, welche oft überraschenden Abwandlungen möglich sind, und lieferten Hinweise zur Funktion, die von allgemeinerem Interesse sein können. Einige frühere Beobachtungen erwiesen sich als falsch, die auf sie gegründeten Interpretationen als unwahrscheinlich. Es erscheint deshalb geboten, die Ergebnisse mitzuteilen und bisherige Irrtümer richtigzustellen.

Manche der zu beschreibenden Strukturen lassen sich gegenwärtig noch nicht befriedigend hinsichtlich ihrer Funktion und ihrer Homologiebeziehungen deuten. Damit ergeben sich neue Fragestellungen, die Gegenstand eigener Untersuchungen sein müssen und gesondert bearbeitet werden sollen, um den Abschluß der vorliegenden Arbeit nicht noch weiter zu verzögern. Weitergehende Aussagen zur Homologie werden vielleicht möglich sein, wenn Erfahrungen von nahe verwandten Arten vorliegen. Voraussetzung für jeden Vergleich ist ein genügend sicheres und detailliertes Datenmaterial. Um dieses zu bieten, soll das Hypopygium von *Microphor holosericeus* im folgenden ausführlich beschrieben und in Abbildungen dargestellt werden.

Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial, Männchen, die als *Microphor holosericeus* (Meigen) [= *velutinus* Macquart] bestimmt wurden, stammt aus einer Population am Nordrand der Eifel (Ahrgebirge) südlich von Bonn, wo die Imagines seit 1981 regelmäßig im Mai in meinem Garten auftreten, die Hauswand anfliegen und von dieser in einigen Jahren zahlreich abgesammelt werden konnten.

Im Laufe der Untersuchung des Skeletts stellte es sich heraus, daß auf Grund von Gestaltmerkmalen an Teilen des Hypopygiums zwei Formen unterschieden werden können, die in dieser Arbeit provisorisch als Form A und Form B bezeichnet werden in der Annahme, daß sie der gleichen Art angehören. Alle weiteren Untersuchungen mit Ausnahme der Beobachtungen an einem Paar in Kopula wurden an der häufigeren Form A vorgenommen, ihre Befunde für diese Form abgebildet, während von Form B, neben den Zeichnungen zur Kopula (Abb. 35—38), nur einige Ansichten des Skeletts wiedergegeben werden, um die unterscheidenden Merkmale zu illustrieren. Sollten die beiden Formen sich in künftigen Untersuchungen als verschiedene Arten erweisen, so wird die Artzuordnung der untersuchten Tiere möglicherweise zu revidieren sein.

Die frisch gesammelten Tiere wurden mit einer Essigester-Diäthyläther-Mischung betäubt und teils in 70%igem Alkohol konserviert, teils in einem Formalin-Alkohol-Eisessig-Gemisch (Burck 1973, S. 51) oder in alkoholischer Bouin-Lösung nach Duboscq-Brasil fixiert.

Das Skelett wurde zunächst an Hand von Mazerationspräparaten (10%ige Kalilauge, erwärmt) untersucht. Dieses Verfahren allein reichte nicht aus, um Klarheit über die Konstruktion und die Beziehungen der Teile zueinander zu gewinnen, und mußte durch andere Methoden ergänzt werden, die auch zur Untersuchung der Muskulatur herangezogen wurden (Näheres bei Ulrich 1984):

a) Sektion ungefärbter Objekte in Alkohol;

b) Anfertigung eosingefärbter Dauerpräparate halbierter Hypopygien, teils nach vorherigem Bleichen des Skeletts mit Diaphanol, nach dem Vorbild von Mihályi (1936);

c) Rekonstruktion auf der Grundlage von Schnittserien nach Erweichen des Kutikularskeletts mit Diaphanol, Einbettung in Paraffin und Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder Azan.

Objekte, die nicht auf andere Weise in ihrer Lage fixiert waren, wurden zum Zeichnen in Glyzeringelatine auf einen Objektträger mit Hohlschliff übertragen und unter leichtem Erwärmen in die gewünschte Lage gebracht. Als Untersuchungsmedium bewährte sich auch die von Griffiths (1972) angewandte Mischung gleicher Teile von Glyzerin und Polyvinyllactophenol, in der die Differenzierung in Sklerite und Membranen deutlich hervortritt und die so zähflüssig ist, daß das Objekt wenigstens einige Sekunden und oft auch über längere Zeit seine Lage beibehält.

Mikrofotos wurden mit einem Olympus-Stereomikroskop SZH mit Objektiv 2x, Fototubus, Fotookular 2,5x, Adapter und Kameragehäuse OM-4 auf Schwarzweißfilm Kodak technical pan aufgenommen. Die Objekte lagen in Wasser, durch Wattefasern in ihrer Lage gehalten (Abb. 33), oder in Glyzerin-Polyvinyllactophenol-Gemisch. Das Olympus-Gerät bewährte sich auch für die direkte Beobachtung der kleinen Objekte, da es mit 20fachen Okularen bei der höchsten Gesamtvergrößerung (256x) noch klare Bilder bietet und neben Auflicht- und Hellfelduntersuchungen einen leichten Übergang auf Durchlichtbeobachtungen im Dunkelfeld gestattet. Die Dunkelfeldbeleuchtung eignete sich unter anderem für die Untersuchung schwer erkennbarer Strukturen, wie durchsichtiger Membranen, und nicht mazerierter Objekte, die auf andere Weise nicht genügend ausgeleuchtet werden konnten.

Im Verlauf der Mazeration in Kalilauge bewirken die gequollenen Weichteile vorübergehend durch Überdruck eine Verformung des Hypopygiums mit Vorstülpung der inneren Genitalkammer und Seitwärtsspreizung eines Teils der paarigen Anhänge (Abb. 33). Ob eine solche Bewegung im Leben vorkommt, ist nicht bekannt, es erscheint aber naheliegend, und selbst als Artefakt erlauben die beobachteten Formveränderungen wenigstens Rückschlüsse auf Bewegungsmöglichkeiten zwischen Teilen des Skeletts. Diese Stellung bleibt nach Übertragung in Wasser oder Alkohol zunächst erhalten; werden diese Medien aber durch das dickflüssigere Glyzerin-Polyvinyllactophenol-Gemisch ersetzt, so wird der Überdruck in wenigen Sekunden abgebaut, und alle Teile gehen in die gleiche Lage wie beim frischen Objekt oder beim vollständig mazerierten Präparat zurück.

Ein Paar in Kopula, das sich im Fang- und im Tötungsglas nicht trennte und auch nach Konservierung in Alkohol noch zusammenhängt, lieferte Hinweise auf die Lagebeziehungen der Teile beider Geschlechter zueinander. Daß die Kopula sich nicht löste, könnte die Folge einer falschen Verkettung sein, die Befunde sprechen aber eher für eine normale Verbindung. Dennoch sollen die Angaben zur Stellung der Teile in Kopula unter Vorbehalt gemacht werden. Die Abdomina beider Tiere wurden nach der Konservierung an der Grenze zwischen den Segmenten 4 und 5 durchgetrennt, damit die Segmente des Postabdomens von fast allen Seiten betrachtet werden konnten. Um postmortale Lageveränderungen zu vermeiden, wurde von Mazeration abgesehen.

Um die an *Microphor holosericeus* gewonnenen Befunde auf Grund eines Vergleichs mit verwandten Arten besser beurteilen zu können, wurden auch ein Postabdomen von *M. crassipes* Macquart und vier von *M. anomalus* (Meigen) mazeriert, darunter eines zerlegt. Auf eine zeichnerische Wiedergabe der Befunde wird verzichtet, da eine detaillierte Untersuchung des Hypopygiums von *M. anomalus* geplant ist.

Zu den Abbildungen

Die Abbildungen und ein Verzeichnis der darin verwendeten Abkürzungen befinden sich am Ende der Arbeit.

Die Darstellungsweise entspricht im allgemeinen der meiner früheren Arbeiten: Membranen sind durch Punktierung von sklerotisierten Teilen unterschieden. In den Darstellungen eröffneter Hypopygien (Abb. 16—31) und abgelöster Teile (Abb. 10—15) ist die sichtbare Außenseite der Cuticula durch Schraffur gekennzeichnet, mit Ausnahme des Endophallus, des Ductus ejaculatorius und des Enddarms, deren dem Lumen zugewandte Flächen zur Wahrung der Übersichtlichkeit unschraffiert belassen wurden, obwohl sie der ursprünglichen Außenseite zuzurechnen sind.

Abweichend von der bisherigen Übung wurden in den Außenansichten vollständiger Hypopygien (Abb. 4—9), nicht aber in den Abbildungen 1—3 und 35—38, die Makrochaeten eingezeichnet, da entsprechend detaillierte Darstellungen noch nicht veröffentlicht worden sind. Ein Paar als umgebildete und vergrößerte Borsten gedeuteter Anhänge (Drüsenkegel) wurde in allen Fällen abgebildet.

Praegenitale Segmente und Torsion

Abb. 1—3

Die Abdominalsegmente 1—5 bilden das Praeabdomen, die übrigen das Postabdomen. Die Segmente 6 und 7 unterscheiden sich von den vorhergehenden durch geringere Größe und zunehmende seitliche Abflachung, sind im übrigen aber nur wenig abgewandelt, denn sie haben Stigmen und normal entwickelte Tergite und Sternite. Das 8. Segment ist stärker modifiziert, es ist dorsoventral abgeflacht, und während sein Sternit gut entwickelt und gewölbt ist, ist sein Tergit klein und fast flach.

Eine Reduktion des 8. Tergits ist bei den Empidoidea häufig, ist ein Grundplanmerkmal der Dolichopodiden und steht oft im Zusammenhang mit einer dorsalen Aufbiegung des Abdomenendes. Beide Merkmale gehören nicht zum Grundplan der Empidoidea und haben sich mehrmals voneinander unabhängig entwickelt; das Fehlen von Stigmen am 8. Segment entspricht dagegen dem Grundplan (Bährmann 1960, Chvála 1983).

Das Postabdomen erscheint in Ruhelage spiralig gekrümmt: Das 6. Segment ist leicht nach links, das 7. dagegen nach rechts unten gebogen. Das 8. Segment biegt sich gegenüber dem 7. weiter nach rechts und ist zusätzlich um annähernd 90° im Uhrzeigersinn (bei caudaler Betrachtung) um seine Längsachse gedreht, so daß sein Sternit, bezogen auf die Hauptebenen des Tieres, schräg nach links posteroventrad, sein Tergit nach rechts anterodorsad gewandt ist. Das 9. Segment (Genitalsegment) ist weiter im Uhrzeigersinn gedreht, insgesamt um 180°, also invertiert, und weiter nach rechts, auf die Dorsalseite des 8. Segments, umgeschlagen. Dadurch ergibt sich eine Ruhestellung, in der die Ventralseite des Hypopygiums nach oben, sein Caudalende nach vorn, seine rechte Seite nach rechts gerichtet ist.

Dies ist grundsätzlich die gleiche Lage wie bei den Dolichopodiden, bei denen das Caudalende allerdings mehr schräg abwärts weist. Sie kann auch auf prinzipiell gleiche Ursachen zurückgeführt werden, denn die Torsion setzt sich in beiden Fällen aus zwei Komponenten, einer Inversion und einer Dorsal- bzw. Rechtsbiegung (bezogen auf das 8. Segment bzw. auf das Praeabdomen), zusammen. Da entsprechende Verhältnisse von anderen Familien der Empidoidea nicht bekannt sind, liegt die Annahme von Synapomorphie nahe. Im einzelnen besteht aber ein Unterschied insofern, als die Umbiegung bei den Dolichopodiden allein im Bereich des 8. Segments und zwischen diesem und dem 9. Segment erfolgt ist (s. Ulrich 1974, Abb. 2), während sie sich bei *Microphor* auf einen größeren Bereich verteilt und auch die Segmentgrenzen 7/8 und 6/7 erfaßt. Am Hypopygium liegt der Übergang zum 8. Segment bei den Dolichopoiden asymmetrisch links, bei *Microphor* medial unter Beibehaltung der Symmetrie. Die gleichmäßige spiralige Einkrümmung des Postabdomens von *Microphor* erscheint plesiomorph gegenüber der abrupten Abbiegung des Hypopygiums der Dolichopodiden; im gleichen Sinn können die geringere Abwandlung der Segmente einschließlich des achten, dessen Tergit weniger stark zurückgebildet ist, und die Symmetrie des Hypopygiums an der Übergangsstelle gewertet werden.

Ob die Umbiegung bei *Microphor* zeitlich nach der Inversion erfolgt, wie ich (1974) für die Dolichopodiden annahm, oder ob beide Torsionsbewegungen gleichzeitig ablaufen, muß offen bleiben, solange keine Beobachtungen zur Ontogenese vorliegen. Der Augenschein spricht eher für die zweite Möglichkeit, da man sich die spiralige Form leichter als Folge gleichzeitiger Krümmung und Verwindung vorstellen kann. Sollte diese Annahme zutreffen und meine frühere Erklärung für die Dolichopodiden richtig sein, so ist der Ablauf der Torsionsbewegung in beiden Gruppen verschieden. Dies kann, muß aber nicht gegen Synapomorphie in den übereinstimmenden Punkten sprechen. Jeder der beiden möglichen Abläufe, ein synchroner, wie für *Microphor*, und ein sukzessiver, wie für die Dolichopodiden vermutet, ist als Ausgangspunkt denkbar, aus dem sich der andere durch Abwandlung der Ontogenese entwickelt haben könnte. Da *Microphor* in anderen Merkmalen des Postabdomens ursprünglicher geblieben ist, ist dies auch in Bezug auf den Ablauf der Torsionsbewegung wahrscheinlich, zumal eine synchrone spiralige Einrollung geringere Lageveränderungen zwischen benachbarten Segmenten erfordert und somit aus mechanischen Gründen leichter von einem Vorzustand ohne Torsion abgeleitet werden kann.

Skelett des Hypopygiums

Außenansichten: Abb. 4—7 (Form A), 8—9 (Form B)
Gesamtansichten abgelöster Teile: Abb. 10—15 (Form A)
Medialansichten des eröffneten Hypopygiums: Abb. 16—22 (Form A, linke Hälfte),
23—24 (Form A, rechte Hälfte), 25—27 (Form B)
Hypopygium gespreizt unter erhöhtem Binnendruck: Abb. 33 (Form A)

Zur Topographie und Terminologie

Im Bereich der Abdominalsegmente 9 und 10 ist die Ventralseite stärker entwickelt als die Dorsalseite. Dies trifft in unterschiedlichem Ausmaß auch auf die früher untersuchten Empididen zu (s. Abbildungen bei Ulrich 1972 und 1975); ob es auch für den Grundplan der Empidoidea gilt, kann gegenwärtig nicht beurteilt werden. Eine so starke Hypertrophie der ventralen Teile wie bei *Microphor* hat sich offensichtlich in mehreren Gruppen parallel herausgebildet (Bährmann 1960, Chvála 1983). Die Reduktion des 8. Tergits und die dorsale Aufbiegung des Abdomenendes scheint dieser Tendenz zu entsprechen und steht mit ihr vielleicht im Zusammenhang.

Die ungleiche Entwicklung der Teile erschwert die konsequente Anwendung von Lagebezeichnungen wie dorsal—ventral oder cranial—caudal. Um wenigstens für das einzelne Segment von einer einheitlichen Orientierung ausgehen zu können, wurde jeweils eine Frontalebene als Bezugsebene ausgewählt: für das 9. Segment die Fläche, die durch den Anfangs- und den Endpunkt der Grenze zwischen Hypandrium und Periandrium geht, für das 10. Segment die Fläche des Sternits. Demnach liegt in den rechten Seitenansichten (Abb. 4, 10) und in den Medialansichten von rechts (Abb. 16—22) „cranial" für das Genitalsegment links, für den Proctiger links oben, „caudal" rechts bzw. rechts unten, „dorsal" unten bzw. links unten, „ventral" oben bzw. rechts oben.

Die Homologie der Hauptelemente des 9. Abdominalsegments, eines in zwei Hälften gespaltenen dorsalen (p) und eines unpaaren ventralen Teils (h), ist noch nicht geklärt, da über den Verbleib der Gonopoden (Parameren nach Snodgrass 1957, Griffiths 1972, Ulrich 1974—1983, Hennig 1976) bei den Eremoneura auch unter den neueren Autoren unterschiedliche Meinungen bestehen. Die Basalglieder der Gonopoden (Gonocoxite bzw. Basimeren) sind nach Griffiths im Verlauf der Ontogenese dorsad verlagert worden, haben das 9. Tergit (Epandrium) verdrängt und bilden allein den dorsalen Teil des Genitalsegments (Periandriumhypothese). Nach Ulrich (1972) sind sie mit dem Epandrium verschmolzen und bilden mit ihm zusammen den dorsalen Hauptteil. Gleichartige Vorstellungen vertrat Hennig 1936. Nach beiden Theorien wird das ventrale Element allein vom 9. Sternit (Hypandrium) gebildet. Nach Hennig (1976) sind die Gonocoxite mit dem Hypandrium verschmolzen, und der dorsale Teil wird vom Epandrium allein gebildet.

Für die zuletzt genannte Theorie, die auf Crampton (1936) und Chillcott (1958) zurückgeht und der sich auch McAlpine (1981) anschließt, scheint am meisten zu sprechen, wenn man annimmt, daß die „Basimerenapodeme" von *Rhagio* den Hypandriumapodemen und die an ihnen ansetzenden Muskeln 34a und 34b unseren Muskeln 5 und 6 homolog sind (s. Hennig 1976, Abb. 38, 41, 42). Bislang fehlen aber Hinweise auf die Herkunft des Muskels (7 nach unserer Zählung), der den bisher als Gonostylus („Telomer"), von Hennig als Surstylus interpretierten Anhang bewegt und den ich als Adduktor des Gonostylus deutete. Damit fehlt ein wichtiges Glied in der Beweisführung. Ein Vergleich von Muskeln kann nur zu begründeten Homologievorstellungen führen, wenn das gesamte Muskelinventar berücksichtigt wird, und wie unsicher Homologisierungsversuche auf Grund des Skelettvergleichs über größere systematische Distanzen sind, vor allem, wenn sie durch Beobachtungsfehler beeinträchtigt werden, zeigt erneut die vorliegende Arbeit. Deshalb kann die Theorie von der Vereinigung der Gonocoxite mit dem Hypandrium bei den Eremoneura noch nicht als gesichert gelten.

Bis zur Klärung der Homologieverhältnisse erscheint es mir ratsam, die Teile in einer Weise zu benennen, die einerseits eine Stellungnahme zu den strittigen Fragen vermeidet, andererseits den Vergleich mit der bestehenden Literatur zum Hypopygium der Empidoidea nicht unnötig erschwert. Den ventralen Hauptteil des Genitalsegments bezeichne ich deshalb vorläufig weiter als Hypandrium, für den dorsalen verwende ich den von Griffiths vorgeschlagenen und auch von Chvála in seiner Revision der paläarktischen Microphoriden (1986—1988) verwendeten Begriff „Periandrium", ohne damit etwas über seine Homologie aussagen zu wollen. Für den paarigen Anhang des Periandriums, der durch einen Adduktormuskel bewegt wird (Surstylus nach Hennig 1976), sollte der Begriff „Gonostylus" oder „Telomer" einstweilen vermieden werden; stattdessen verwende ich die rein deskriptive Bezeichnung „beweglicher Anhang des Periandriums" (ma, musculated appendage).

Hypandrium

Das Hypandrium ist ventral stark aufgetrieben, der weitaus größte Teil seines Umfangs in Seitenansicht (Abb. 10) gehört, streng genommen, zur Ventralseite. Sein Dorsolateralrand (dlh), an den sich die Pleuralmembran anschließt, ist eingeknickt, erscheint daher tief eingebuchtet, und sein eigentlicher Caudalrand (cdh), der die Grenze zum 10. Sternit bildet, liegt in der Nähe seines Cranialrandes (crh). Wie oben erwähnt, muß hinsichtlich der Hauptebenen eine vereinfachte Terminologie angewandt werden, die die ungleiche Entwicklung der Ventral- und der Dorsalseite außer acht läßt. Im Prinzip sind die Verhältnisse bei den Empididen ähnlich, wenn auch nicht immer so extrem (vgl. Abb. 10, im Uhrzeigersinn um 135° gedreht, und Abb. 11—12, um 180° gedreht, mit den Abbildungen 6 und 5 bei Ulrich 1972); eine starke Entwicklung der Ventralseite mit Einknickung der Frontalebene ist demnach vielleicht schon im Grundplan der Empidoidea gegeben.

Verglichen mit den übrigen Teilen des Hypopygiums ist das Hypandrium stark entwickelt und reich an Strukturen. In seinem caudalen Teil erscheint es durch die Einstülpung der inneren Genitalkammer median gespalten (Abb. 3, 6). Dort, im posteroventralen Bereich, ist es asymmetrisch, indem der rechts vom Spalt gelegene Ast (prgr) länger und höher ist als der linke (prgl) und am Ende spitz zuläuft (vgl. Abb. 4 mit Abb. 5). Die asymmetrischen Teile werden bei der Kopula in die Vulva des Weibchens eingeführt; dies spricht für die Richtigkeit ihrer Deutung durch Hennig als Praegonite und Homologon der Hypandriumfortsätze (Ulrich 1972) von *Empis borealis*.

In der Wand der inneren Genitalkammer (Abb. 17) liegt ein rings von Membran (mki) umgebenes Sklerit (ski), das sich in einen ventralen (skiv), einen dorsalen (skid), einen caudalen (skicd) und einen cranialen Ast (skicr) gliedert. Am Cranialende des cranialen Astes, nahe der Medianen, ist ein stabförmiges, am Ende zu einer Platte verbreitertes Apodem (Genitalkammerapodem, apki) eingesenkt. Das linke und das rechte Apodem sind an ihrer Basis durch eine starke Verdickung der Cuticula miteinander zur starren „Gabel" (Hennig) verbunden. Unmittelbar ventral von der Abzweigung des cranialen vom ventralen Ast hebt sich das Sklerit von der Genitalkammerwand ab und setzt sich in einen freistehenden Anhang fort. Der linke (asal) und der rechte Anhang (asar) sind verschieden geformt, der rechte viel stärker entwickelt und am Ende beilförmig verbreitert (asymmetrische Anhänge, Hennig; vgl. Abb. 23 mit Abb. 17).

In Ruhe, wenn die innere Genitalkammer tief eingesenkt ist (wie in allen Zeichnungen), stehen ihre Seitenwände einschließlich des Sklerits parallel zur Medianebene. Wird die Genitalkammerwand durch Erhöhung des Hypandrium-Binnendrucks vorgestülpt, so stellt sich das Sklerit unter Verbiegung des cranialen Astes quer, so daß der caudale Ast laterad gerichtet ist (Abb. 33). Eine ähnliche Bewegung kommt wahrscheinlich auch im Leben vor; hier wird sie vermutlich durch Muskelzug am Genitalkammerapodem verursacht, vielleicht unterstützt durch Einpressen von Hämolymphe.

Jede Hypandriumhälfte trägt posterodorsal drei Anhänge (Abb. 17), einen stark entwickelten zentralen (drk) und zwei kleinere „akzessorische" (Hennig) (acam und acad), die mit dem zentralen an der Basis zusammenhängen.

Der zentrale Anhang (Abb. 10—12, 17—19) endet in einer klauenförmig gekrümmten Spitze und gliedert sich äußerlich in einen stark sklerotisierten Distal- (drkdi) und einen membranösen Basalabschnitt (drkb). Lateral bildet ein schmaler Skleritstreifen (Spange, sp) in der basalen Membran eine elastische Verbindung zwischen Distalteil und Hypandrium. Der Distalabschnitt nimmt ventral etwa die Hälfte, auf der Dorsalseite die ganze Länge des Anhangs ein. An seiner Basalgrenze setzt er sich nach innen in eine ebenso stark sklerotisierte follikelartige Einsenkung (drki) fort, die ventral am längsten ist, wodurch die unterschiedliche Länge des Distalabschnitts kompensiert wird, und an ihrem Ende eine weite Öffnung (proximale Öffnung, drkö) zur Leibeshöhle des Genitalsegments aufweist. Dadurch wird ein langgestreckter Hohlkörper (drkdi + drki) gebildet, der teils dem Außen-, teils dem Innenskelett angehört.

Der Hohlkörper hat keine Hypodermisauskleidung. Die Verbindung seines Lumens mit der allgemeinen Leibeshöhle ist durch zwei kolossale Drüsenzellen (drz, Abb. 29 und 32) versperrt, die proximal der Öffnung liegen, um das Ende der Einsenkung herumgreifen — auch hier fehlt eine kleinzellige Hypodermis — und auf ihrer der Öffnung zugewandten Seite ein Sekret absondern, das auch das Lumen des Hohlkörpers ausfüllt. Der Anhang einschließlich seines Innenskeletts und der beiden großen Zellen ist demnach ein Drüsenorgan und soll, solange seine Homologie nicht geklärt ist, provisorisch als Drüsenkegel bezeichnet werden. Muskeln setzen an ihm nicht an.

Die äußerste Spitze des Drüsenkegels bricht bei Berührung leicht ab; dies kann sowohl bei der Sektion als auch in Schnittserien beobachtet werden (Abb. 11, Bruchstelle br). Die Cuticula ist an der Bruchstelle dick und, nach dem oft zackigen Verlauf der Bruchkante zu urteilen, offenbar glasartig spröde; eine dünnere praeformierte Bruchzone ist nicht entwickelt. Vermutlich wird das Sekret durch Abbrechen der Spitze nach außen abgegeben. Über Natur und Funktion des Sekrets soll nicht spekuliert werden, da histochemische Untersuchungen noch ausstehen. Offenbar wird es aber nicht bei der Kopulation abgegeben, jedenfalls nicht in deren Anfangsphase, denn bei vier Männchen, die in Kopula gefangen wurden, sind die Spitzen beider Drüsenkegel unversehrt.

Die beiden Drüsenzellen haben je einen großen kugeligen bis ovalen Kern (Abb. 29) und degenerieren im Endstadium der Sekretion (Abb. 32). Der sekreterfüllte Hohlraum vor der proximalen Öffnung des Drüsenkegels zeigt in verschiedenen Schnittserien unterschiedliche Ausdehnung; anscheinend zieht sich das Cytoplasma bei der Sekretabgabe zurück. Eine (kutikulare?) Membran (drm) trennt das Lumen des Drüsenkegels vom proximalen Sekretraum und zieht sich distad in zwei schlauchartige Gebilde aus, die nach ihrer Lage den beiden Drüsenzellen zugeordnet werden können.

Die vorliegenden Befunde sprechen dafür, daß beide Drüsenzellen in einem früheren ontogenetischen Stadium den Hohlkörper ausfüllen, sich im Zuge der Sekretabsonderung zurückziehen und dabei die Membran mit den schlauchartigen Strukturen zurücklassen. Vermutlich sind sie durch Teilung aus einer Zelle hervorgegangen, die als trichogene Zelle den Hohlkörper gebildet hat. Der Drüsenkegel ist demnach wahrscheinlich eine modifizierte und stark vergrößerte Borste. Ob diese Interpretation richtig ist, muß durch weitere histologische Untersuchungen unter Einbeziehung der Ontogenese nachgeprüft werden.

Ein- oder wenigzellige Drüsen in Verbindung mit Borsten oder homologen Gebilden sind auch von anderen Insekten, zumeist Lepidopteren, bekannt, erwähnt seien die Duftschuppen adulter Schmetterlinge und die Gifthaare von Raupen. Grassé & Lesperon (1938) beschreiben bei der Larve des termitophilen Käfers *Troctontus silvestrii* Drüsenhaare (adénotriches) mit zwei großen Zellen, die sie unter Vorbehalt mit der trichogenen und der tormogenen Zelle homologisieren und von denen eine oder beide ein Sekret bilden, das am faserig aufgeschlitzten Ende der Borste austritt. Bei den Gifthaaren von Raupen (Holmgren 1895, 1896, Gilmer 1923, 1925) werden zumeist eine Drüsen- oder Giftzelle und eine trichogene Zelle unterschieden, wobei auch die letztere Anzeichen sekretorischer Tätigkeit zeigen kann; beide werden als Schwesterzellen gedeutet. Die Haare sind mit Sekret oder giftigem Zellplasma gefüllt, das offenbar auf verschiedene Weise nach außen gelangen kann: indem das Haar an seiner Basis abbricht, was auch für die homologen Spitzen mehrzelliger Giftdornen gelten soll (Gilmer), indem die Spitze abbricht (wie Holmgren 1895 annimmt), oder durch eine Öffnung am Ende (Weidner 1936). Die Duftschuppen adulter Lepidopteren geben ihr leichtflüchtiges Sekret durch zahlreiche Poren nach außen ab, die Androconien mancher Hesperiiden brechen in Segmente (Osmophoren) auseinander (zusammenfassende Darstellung bei Grassé 1975).

Diese unvollständige Übersicht mag illustrieren, daß bei Insekten recht verschiedenartige Drüsenhaare und homologe Bildungen bekannt sind, die mit den an *Microphor* gewonnenen Befunden teils in einem, teils in anderen Merkmalen übereinstimmen. Die Deutung der Drüsenkegel als modifizierte Borsten läßt sich daher zwanglos mit den bestehenden Kenntnissen von anderen Ordnungen vereinbaren.

Das stark sklerotisierte Innenskelett des Drüsenkegels scheint dunkel durch die kaum sichtbare Membran des Basalabschnitts hindurch und setzt sich vom Distalabschnitt nur durch eine wenig auffällige wulstartige Linie ab, die den Ansatz der Membran markiert. Dadurch kann leicht der falsche Eindruck entstehen, der Hohlkörper habe die Form eines Extremitätengliedes, liege ganz an der Oberfläche und sei an seinem Proximalende gelenkig mit dem

Hypandrium verbunden. So wird der Anhang von Hennig dargestellt, der ihn dementsprechend als Gonostylus (Telomer) deutet. Diese Interpretation wird scheinbar auch durch das klauenförmige Ende des Drüsenkegels nahegelegt, das dem Anhang das Aussehen eines Klammerorgans verleiht. Bei dem mir vorliegenden Paar in Kopula berührt aber der Drüsenkegel das weibliche Genitalsegment nicht, seine Spitze ist von diesem abgewandt (Abb. 35, 36). Gegen eine Klammerfunktion spricht auch das Fehlen eines Muskels, der eine kräftige Adduktion bewirken könnte. Eher dürfte die entgegengesetzte Bewegung, eine Abduktion, von Bedeutung sein: bei der Vorstülpung der inneren Genitalkammer (Abb. 33) werden die Drüsenkegel zusammen mit den akzessorischen Anhängen laterad gespreizt; dabei wirken offenbar die Genitalkammersklerite als Schubstangen.

Ähnlich entwickelte Drüsenkegel wie bei *Microphor holosericeus* fehlen bei *M. anomalus* und *M. crassipes*. Hier findet sich jederseits am Hypopygium in entsprechender Lage eine lappenförmige, seitlich abgeflachte Vorwölbung mit einer schwachen bis höchstens mittelstarken apikalen Borste. Ob diese dem Drüsenkegel homolog ist, muß durch histologische Untersuchung einer der beiden Arten geprüft werden. Auf jeden Fall kann man davon ausgehen, daß der Drüsenkegel von *M. holosericeus*, mindestens in seiner starken Ausprägung, kein Element des Dipteren-Grundplans, sondern eine autapomorphe Bildung ist. Seine Deutung als Gonostylus ist daher sehr unwahrscheinlich.

Unter den akzessorischen Anhängen (Abb. 10—12, 17) sind ein längerer medialer (acam) und ein kürzerer dorsaler (acad) zu unterscheiden. Der mediale ist komprimiert, messerförmig und ganz sklerotisiert, der dorsale deprimiert und blattförmig, seine Basis teilweise membranös. Wie die sklerotisierten Flächen an der Basis und in der Umgebung der Anhänge geformt und offenbar zu einer Funktionseinheit aneinandergereiht sind, hat schon Hennig in seiner Abb. 34 übersichtlich dargestellt. Beide akzessorischen Anhänge sind von kleinzelliger Hypodermis ausgekleidet, ihre Entstehung unterscheidet sich also grundsätzlich von der des Drüsenkegels; dennoch reicht ein Ausläufer der dorsalen Drüsenzelle in den benachbarten dorsalen Anhang hinein (Abb. 29, 32). Ähnlich geformte Anhänge sind bei *Microphor anomalus* und *M. crassipes* nicht zu finden. Die akzessorischen Anhänge von *M. holosericeus* sind offensichtlich autapomorphe Bildungen, ihre Funktion ist unbekannt.

Zwischen dem Hypandrium und jeder Periandriumhälfte ist durch engen Kontakt der Außenflächen ein monokondyles Gelenk entwickelt (Abb. 10, 11, 14, 20). Die Gelenkfläche des Hypandriums ist konvex (Gelenkkopf, gk), die des Periandriums konkav (Gelenkpfanne, gpf).

Das Hypandriumapodem (hap, Abb. 10—12, 17) bildet eine kompliziert, teils S-förmig gewölbte phragmaartige Leiste. Seine Einfaltungslinie (ihap) verläuft, medioventral beginnend, zunächst annähernd parallel zum Cranialrand des Hypandriums und erreicht diesen am Gelenkkopf, den sie medial umrundet. Im weiteren Verlauf folgt sie dem tief eingebuchteten Dorsolateralrand; das Apodem überbrückt die Einbuchtung und bildet dadurch eine Scheidewand, die die Passage zwischen dem Innenraum des Hypandriums und dem der anschließenden Periandriumhälfte verengt. Die Homologie des Hypandriumapodems ergibt sich aus dem Vergleich mit *Empis borealis* (vgl. Abb. 11 und 12 mit Abb. 5 von Ulrich 1972, dort als HAp und, im Bereich der Einbuchtung, als Muskelansatzfläche 3 beschriftet) und wird durch die Befunde der Muskeluntersuchung bestätigt. Hennig stellte das Apodem in seiner Abb. 37 dar, offenbar ohne es als solches zu erkennen.

In der Gegend der Hypandrium-Lateralfläche, die bei *Empis* den sklerotisierten Hypandriumarm bildet (Ulrich 1972, Abb. 5, die medial an das Hypandriumapodem grenzende Außenfläche), liegt ein membranöses Fenster (mf, Abb. 10, 11, 20), das cranial (im strengen Sinne caudal) und dorsal (ventral) von je einem schmalen Skleritstreifen begrenzt wird. Der dorsale Streifen (zweiter Skleritstrang, str2) wird beiderseits von membranösen Flächen begrenzt, ventral vom erwähnten Fenster, dorsal bis medial von einer ausgedehnten Membran, die in die membranöse Aedeagusbasis (aeb) übergeht. Der craniale Streifen setzt sich über die Abzweigung des zweiten Strangs hinaus und, der gewölbten Oberfläche folgend, über die Mittellinie in den entsprechenden Streifen der anderen Körperhälfte fort. In einem kurzen ventralen Abschnitt (erster Skleritstrang, str1) liegt auch er zwischen zwei Membranen, die cranial angrenzende geht in die Membran der Periandrium-Medialseite über; im ganzen übrigen Verlauf bis zur Mittellinie stößt er rechtwinklig auf das Proctigersternit, mit dem er starr verbunden ist (hbr?, Abb. 10, 14, 17).

Der craniale Streifen, soweit er dem Proctigersternit anliegt, kann auf Grund seiner Lage vielleicht als stark verschmälerte Hypandriumbrücke homologisiert werden. Das würde bedeuten, daß das Gelenk zwischen beiden Teilen zurückgebildet und durch eine starre Verbindung ersetzt worden ist. Der Skleritstreifen kann aber auch ein Teil des Proctigersternits sein; dann wäre die Hypandriumbrücke völlig zurückgebildet, da kein anderes Sklerit vorhanden ist, das als solche interpretiert werden könnte. Demnach fehlt entweder die Membran am Cranialrand des 10. Sternits oder die Hypandriumbrücke. In jedem Fall sind die Verhältnisse bei *Microphor* autapomorph, denn bei den in dieser Hinsicht untersuchten Empididen und Dolichopodiden (außer *Thinophilus*; Ulrich 1972—1983) und sicher auch im Grundplan der Empidoidea ist die Hypandriumbrücke gut entwickelt und durch eine membranöse Zone gelenkig mit dem Proctigersternit verbunden.

Wo der Skleritstreifen auf das Proctigersternit stößt, ist im medianen Abschnitt eine Leiste eingefaltet, deren freie Kante mit dem feststehenden Teil der Spermapumpe verwachsen ist (Aedeagus-Stützlamelle, sl, Abb. 14, 16); an der Verwachsungsnaht ist die Cuticula verdickt.

Es ist ungewiß, ob die Stützlamelle dem Aedeagus-Stützrohr der Dolichopodiden homolog ist, das dort von der Hypandriumbrücke ausgeht. In der Form und der Art der Verwachsung ist keine Übereinstimmung festzustellen. Sollten die Stützgebilde homolog sein, so muß die Einfaltungslinie und damit auch der craniale Skleritstreifen der Hypandriumbrücke zuzurechnen sein. Dies halte ich gegenwärtig für die wahrscheinlichste Annahme.

Hennig nahm anscheinend an, *Microphor holosericeus* besitze eine wohlausgebildete und mit dem Proctigersternit gelenkig verbundene Hypandriumbrücke (als „Dorsalbrücke" oder „dorsale Verbindungsbrücke"). Ohne Gattung oder Art zu nennen, verweist er bei seinen allgemeinen Ausführungen über die Hypandriumbrücke (S. 7 und 15) auf seine Abb. 37, die das Hypandrium und den Phallusapparat in Dorsalansicht wiedergibt; dort findet sich allerdings keine entsprechende Beschriftung. Falls sein Hinweis sich nicht doch auf eine andere Art beziehen soll, muß angenommen werden, daß er den feststehenden Teil der Spermapumpe, also eine Bildung des Innenskeletts, als Hypandriumbrücke mißverstanden hat.

Phallusapparat

Die Wand des Phallusapparats ist aus zwei Schichten aufgebaut, der Aedeagus-Außenwand und dem Endophallus (eph, Abb. 16).

Der Aedeagus (Abb. 11—13, 16) gliedert sich äußerlich in einen dicken Basalteil (aeb), einen seitlich abgeflachten Dorsallappen (aed) und einen Distalteil (aedi) von der Form eines wellenartig gebogenen Rohres. Der Endophallus durchzieht nur den Basal- und den Distalteil, der Dorsallappen wird von der Außenwand allein gebildet. Der Basalteil ist außen membranös und erhält seine Festigkeit durch den hier überwiegend sklerotisierten Endophallus, der ihn weitgehend ausfüllt. Der Dorsallappen ist sklerotisiert, wenn auch blaß gefärbt. Sein ohnehin schmaler Innenraum ist auf zwei ovalen Flächen durch Annäherung der linken und der rechten Seitenwand obliteriert; die beiden Blätter der Cuticula sind im einen Fall (große schwarze Fläche in Abb. 16) zu einem unpaaren Blatt verschmolzen, im anderen (kleinere helle Fläche) liegen sie einander an, ohne ihre Selbständigkeit zu verlieren. Die kleinere Fläche ist in ihrer Ausdehnung variabel und kann auch fehlen oder undeutlich entwickelt sein (wie in Abb. 25). Der Distalteil hat ebenfalls eine sklerotisierte, aber blasse Außenwand. Das Übergreifen der Membran des Basalteils auf seine ventrale Basis und die Elastizität seiner sklerotisierten dorsalen Basis ermöglichen Streckbewegungen gegenüber dem Basalteil, durch die er aus der ventralen in caudale Richtung umgelegt wird. Da der Aedeagus keine Muskeln enthält, kann es sich nur um passive Bewegungen oder, weniger wahrscheinlich, um Bewegungen infolge einer Erhöhung des Binnendrucks durch Einpressen von Haemolymphe handeln. Eine entsprechende Lageveränderung des Distalteils ist in Abb. 2 gegeben und spielt auch eine Rolle bei der Kopula (s. dort).

Der Endophallus ist an seinem proximalen Ende zu einer geräumigen Kammer, der Vesica (v), erweitert, die zusammen mit dem Ejakulatorapodem (ejap) und der ansetzenden Muskulatur die Spermapumpe (Samenspritze) bildet. Die Wand der Vesica gliedert sich in einen feststehenden sklerotisierten Teil (Vesicasklerit, vsk), einen beweglichen sklerotisierten Teil (Ejakulatorsklerit, ejsk) und eine beide verbindende membranöse Zone (Vesicamembran, vm). Vom Ejakulatorsklerit ist das Ejakulatorapodem eingefaltet. In diesen Merkmalen besteht Übereinstimmung mit dem Grundplan sowohl der Empidoidea als auch der Dolichopodiden.

Das Ejakulatorsklerit bildet eine mediane Rinne, deren Seitenränder sich streckenweise zu einem fast geschlossenen Rohr zusammenlegen, in der proximalen Wand der Vesica. Ventral ist es gelenkig mit dem Vesicasklerit verbunden (Ejakulatorgelenk, ejg). An seinem dorsalen Ende wird die Rinne durch eine gewölbte Querwand abgeschlossen, die über ihre Wölbung in den Boden und die Seitenwände der Rinne übergeht. Die Vesicamembran bildet im Anschluß an das Vesicasklerit eine wulstartige periphere Falte, senkt sich zur Mitte hin ein und geht am Grund der Einsenkung in das Ejakulatorsklerit über. In der dorsalen Mittellinie ist sie am tiefsten eingefaltet; eine Unterbrechung der Verbindung zwischen Membran und Sklerit bildet dort eine Öffnung, den „sekundären Gonoporus" (gps). Der Ductus ejaculatorius (dej) sitzt der Membran und dem Ejakulatorsklerit dorsomedian auf. Sein Lumen setzt sich über den primären Gonoporus (gp) hinaus in einen Kanal fort, der ventral von der erwähnten Abschlußwand der Rinne, dorsal und lateral von der Vesicamembran begrenzt wird und durch den sekundären Gonoporus in die Vesica mündet.

Die Wirkungsweise der Spermapumpe kann man sich nach den morphologischen Befunden folgendermaßen vorstellen: Durch Kontraktion eines am Ejakulatorapodem inserierenden Muskelpaars wird das Ejakulatorsklerit, um sein Gelenk rotierend, in die Vesica hineingestoßen. Dabei wird die Querwand an seinem Dorsalende gegen die Vesicamembran gedrückt und der Raum zwischen dem primären und dem sekundären Gonoporus verschlossen (Ejakulatorventil, ejv). Durch Verengung des Lumens der Vesica wird das Ejakulat ausgetrieben; der Verschluß des Ventils verhindert einen Rückstau in den Ductus ejaculatorius. Ein Ventil, wie für *Microphor* angenommen, konnte bei anderen Empidoidea bisher noch nicht aufgefunden werden.

Die Verwachsung des Vesicasklerits mit der Aedeagus-Stützlamelle bewirkt eine stabile, aber elastisch biegsame Verbindung des Endophallus mit dem sternalen Außenskelett, eine dorsale Aufhängung, um die der Phallusapparat als Ganzes rotierende Bewegungen in der Medianebene ausführen kann. Dabei bewirkt eine Bewegung in Dorsalrichtung, durch Muskelzug ausgelöst, die Erektion.

Die stabile Aufhängung des Phallusapparats über das Innenskelett ist im Zusammenhang mit der membranösen Ausbildung der Aedeagusbasis zu sehen, die sie wahrscheinlich erst ermöglicht hat, indem sie eine feste Verbindung über das Außenskelett entbehrlich machte. Ähnliches gilt für die Dolichopodiden, deren oberflächliche Cuticula zwischen Hypandriumbrücke und Aedeagus, ob mit oder ohne Dorsalanhang, ebenfalls großenteils membranös ist. Hier könnte Synapomorphie vorliegen; da aber im Detail Unterschiede bestehen und die Frage noch offen ist, ob nicht auch im Grundplan der Empidoidea eine Verbindung zwischen Hypandriumbrücke und Vesica besteht und wie diese ggf. beschaffen ist, kann Konvergenz nicht ausgeschlossen werden.

Eine Scheidewand (vs) teilt das Lumen der Vesica in einen größeren Raum, in den der Ductus ejaculatorius mündet und der bei der Ejakulation verengt wird, und einen ventralen Parallelkanal (pk). Dieser zieht vom Ejakulatorgelenk bis zur Umbiegung des Endophallus am Übergang in den Distalteil und ist an beiden Enden offen, steht also mit dem übrigen Lumen in Verbindung. Seine Ventralwand ist mit Ausnahme des proximalen Endes membranös, und die Membran greift in seinem distalen Abschnitt zunehmend auf die Seitenwände über, die im letzten Drittel oder Viertel ganz membranös sind. Im Distalteil des Aedeagus ist die Cuticula des Endophallus ringsum dünn und offenbar membranös. Die membranöse Differenzierung des Endophallus in der Umgebung der Umbiegungsstelle erleichtert vermutlich die oben erwähnten Streckbewegungen des Distalteils gegenüber dem Basalteil. (In Abb. 16 ist die Endophalluswand im Längsschnitt durch den Distalteil nur an der Basis von der Außenwand unterschieden, der sie im weiteren Verlauf anliegt.)

Das Phallotrema (phtr) bildet an der Spitze des Aedeagus eine annähernd kreisrunde Öffnung, die sich auf der Ventralseite in einen schmalen Spalt auszieht (Abb. 4, 6). Dieser verläuft etwa über die Hälfte des Distalteils entlang der ventralen Mittellinie und ist vermutlich durch die Einfaltung des Endophallus entstanden, er dürfte der bei *Empis* und *Thinophilus* beobachteten Leiste (Ulrich 1972, 1983) homolog sein. Die Ränder der Einfaltung sind sklerotisiert und gehen in die membranöse Endophalluswand über. (In Abb. 16 ist die Einfaltung nicht dargestellt, der Schnitt ist links von ihr geführt.)

Periandrium

Das Periandrium (Abb. 14—15, 21—22) ist, wie das Hypandrium, ventral stärker entwickelt als dorsal. Seine Medioventralgrenze bildet einen Bogen, der dem des Hypandrium-Dorsolateralrands entspricht. Seine beiden Hälften sind anterodorsal durch eine schmale, aber dickwandige Skleritbrücke (Periandriumbrücke, pbr) verbunden.

Die Rückbildung der Region, die im Grundplan der Brachyceren vom Epandrium eingenommen wird, bis auf eine schmale Brücke scheint zu bestätigen, daß die Tendenz zu einer Vergrößerung der ventralen auf Kosten der dorsalen Teile das ganze Genitalsegment, nicht nur das Hypandrium, erfaßt hat, eine Entwicklung, die mit der der Segmente 8 und 10 in ihrer

Richtung übereinstimmt. Dieser Feststellung wird, wie mir scheint, die Periandriumhypothese Griffiths' am besten gerecht, die von einer Dorsalverlagerung der Gonocoxite auf Kosten des Epandriums ausgeht. Die Theorie Hennigs (1976), nach der das Epandrium sich vergrößert, die Klammerfunktion der Gonopoden übernommen hat und diese sich dem Hypandrium angegliedert haben, setzt eine gegenläufige Entwicklung voraus.

Das Periandrium ist asymmetrisch. Links (Abb. 5, 21) kann man einen breiten Hauptteil, das eigentliche Periandrium, und einen langen schmalen Anhang (mal) unterscheiden; die rechte Hälfte (Abb. 4, 24) ist entsprechend aufgebaut, ihr Anhang (mar) aber kurz und nicht gegen den Hauptteil abgesetzt. Die Lateralfläche beider Teile ist in beiden Hälften durchgehend sklerotisiert; medial ist der Anhang ebenfalls sklerotisiert, der Hauptteil überwiegend membranös. Auf Grund der Insertion eines Adduktormuskels an ihrer medialen Basis sind die Anhänge mit den „Telomeren" („Gonostyli") der Dolichopodiden zu homologisieren (bewegliche Anhänge des Periandriums). Beide, auch der verkürzte rechte, tragen mediodorsal nahe ihrer Basis einen Fortsatz (Medialfortsätze, fmal und fmar), dessen Form und Länge variabel ist.

Der linke Fortsatz ist in Kopula in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt und erinnert darin an die Gonostyli („Parameren") der Asiliden *Machimus* und *Antiphrisson* (Reichardt 1929), die eine ähnliche Lage zu den Gonocoxiten einnehmen. Daraus kann aber nicht auf Homologie, sondern eher auf Konvergenz und Analogie geschlossen werden, zumal die Fortsätze von *Microphor* wahrscheinlich autapomorphe Bildungen sind.

In der Interpretation der beweglichen Anhänge und ihres Homologons bei den Dolichopodiden unterliefen Hennig (1976) zwei Fehler. Nach seiner Auffassung von der Homologie der Teile bei den Eremoneura hätte er die ganzen Anhänge als Surstyli deuten müssen, mit diesem Begriff belegte er aber nur die Medialfortsätze. Das ist verständlich, da der rechte Anhang äußerlich kaum als solcher zu erkennen ist und die linke Hälfte seines Untersuchungsobjekts offenbar beschädigt war; da er von der Asymmetrie des Periandriums und seiner Anhänge nicht wußte, rekonstruierte er (Abb. 32, 33) die linke Hälfte spiegelbildlich nach der rechten. Außerdem irrte er sich in den Homologiebeziehungen zwischen *Microphor* und den Dolichopodiden, deren bewegliche Anhänge („Telomeren") er mit den Drüsenkegeln gleichsetzte.

Beide Periandriumhälften sind dorsal in einen Fortsatz (pfd) ausgezogen, der auf beiden Seiten gleich geformt ist.

Ein breiter Skleritstreifen (st), der die Anterolateralecke des Proctigersternits mit dem Dorsalfortsatz verbindet und mindestens in seinem proximalen Abschnitt dem Skleritsteg von *Empis* homolog ist (vgl. Abb. 15 mit Abb. 7—8 von Ulrich 1972), teilt die Membran der Periandrium-Medialseite in zwei Flächen, eine dorsale und eine größere ventrale. Seine Fläche stößt im rechten Winkel auf die des Sternits und ist anschließend wellenförmig gewölbt (Abb. 15); beides bewirkt eine starre Verbindung, die durch die Einfaltung der Proctigerleiste (prl, s. unten) noch verstärkt wird.

Der Rand der Medialfläche wird durch eine schmale sklerotisierte Zone versteift, die sich fast über den ganzen Umfang erstreckt und über die Kante mit der sklerotisierten Außenfläche zusammenhängt (Abb. 22). Die Region lateral von der Periandriumbrücke wird durch drei Innenleisten verstärkt (Periandriumleisten, pl), die in einem Punkt zusammenlaufen und zum Teil als Muskelansatzflächen dienen.

Proctiger

Sklerotisierte Teile des Proctiger (Abb. 15, 21) sind das 10. Abdominalsternit (Proctigersternit, spr) und die Cerci (c). Ein 10. Tergit ist nicht entwickelt. In diesen Punkten besteht Übereinstimmung mit den früher untersuchten Empidoidea und wahrscheinlich auch mit dem Grundplan.

Den Vorstellungen Hennigs (1976), der das 10. Tergit am Distalende des Periandriums vermutet („Surstyli", bewegliche Periandriumanhänge), kann ich mich nicht anschließen; meines Erachtens kann es nur im dorsalen Bereich des Proctiger gesucht werden.

Das Proctigersternit ist stark entwickelt, sein Caudalende ist median gespalten und jederseits in einen langen apikalen und einen kurzen, mehr ventral gelegenen Anhang ausgezogen (Proctigeranhänge, praa und prav). Die längeren Anhänge ähneln den gleichnamigen Gebilden von *Neurigona* (Ulrich 1974) und den „Hörnern" des „Organs x" eines Teils der *Sciapus*-Arten (Becker 1918, Parent 1938) und sind ihnen offenbar homolog; die Übereinstimmung kann auf Symplesiomorphie oder Konvergenz beruhen. Fortsätze am Proctigersternit sind auch von den Empididen bekannt (*Chelifera*, s. Ulrich 1975).

Vom 10. Sternit ist jederseits in mediodorsaler Richtung eine Innenleiste eingefaltet (Proctigerleiste, prl), die das Sternit versteift und an deren Dorsolateralfläche ein Muskel ansetzt. Die äußere Spur der Einfaltung (iprl) beginnt caudal nahe der Medianen, zieht anterolaterad und fällt in ihrem Endabschnitt mit der Grenze zum Skleritsteg der Periandrium-Medialfläche zusammen (Abb. 15).

Die Cerci sind einfach und ursprünglich gebaut, durchgehend sklerotisiert und ohne ein abgegliedertes Skleritmuster an ihrer Basis.

Muskulatur

Abb. 28—31

Im Hypopygium von *Microphor holosericeus* wurden 12 Muskeln gefunden, die alle paarig sind und mit einiger Wahrscheinlichkeit mit den bisher bekannten Muskeln anderer Empidoidea homologisiert werden können. Im folgenden werden sie unter den gleichen Nummern wie ihre mutmaßlichen Homologa bei den Dolichopodiden (Ulrich 1974, 1978, 1983) beschrieben. Um den Vergleich mit den früher untersuchten Empididen (*Empis*, *Chelifera*, *Wiedemannia*) zu erleichtern, wird zu jedem Muskel die Nummer angegeben, unter der sein Homologon bei diesen Arten behandelt wurde (Ulrich 1972, 1975).

1. Ein kräftiger Muskel, der an der Ventralfläche des Hypandriumapodems entspringt und im apikoventralen Bereich des Ejakulatorapodems inseriert. Seine Kontraktion bewirkt den Verschluß des Ejakulatorventils und die Ejakulation.

Ulrich (1972, 1975) 1

In der Lage des Ursprungs besteht eine Übereinstimmung mit *Empis* und *Chelifera*. Ob diese auf Symplesiomorphie oder auf Konvergenz beruht, kann gegenwärtig nicht beurteilt werden. Bei *Wiedemannia* entspringt der Muskel an der Hypandriumbrücke in der Nähe des Apodems, bei den Dolichopodiden weit von diesem entfernt an der Außenwand der Genitalkapsel; im einzelnen ist hier die Lage des Ursprungs recht variabel.

2. Zwei Muskeln mit Insertion im mittleren Teil des Ejakulatorapodems (a) und nahe dem Dorsalende des Ejakulatorsklerits, lateral vom Ansatz des Ductus ejaculatorius (b). 2a ist breit und flach und entspringt an der Membran der inneren Genitalkammer dicht vor dem dorsalen Ast des Genitalkammersklerits. Er bewirkt vermutlich die Erektion des Aedeagus, wahrscheinlich im Zusammenwirken mit einem Muskel

(4), der die innere Genitalkammer vorstülpt. Nach seiner Lage zum Ejakulatorgelenk wäre zu erwarten, daß er außerdem die gleiche Funktion wie Muskel 1 ausübt. Da aber eine Ejakulation noch während des Erektionsvorgangs wenig sinnvoll erscheint, muß angenommen werden, daß diese Wirkung durch gleichzeitige Kontraktion von Muskel 2b aufgehoben wird, der an der Kante des Hypandriumapodems entspringt.

Ulrich (1972, 1975) 2

Die beiden Muskeln von *Microphor* erinnern an die gleichnamigen von *Medetera* (Ulrich 1978). Auch hier liegen Insertionsstelle und Faserverlauf des Muskels, der die Erektion bewirkt (2a), so zum Ejakulatorgelenk, daß bei seiner Kontraktion eine Kraftkomponente zu erwarten ist, die das Ejakulatorsklerit in die Vesica hineindrückt, wenn ihr nicht entgegengewirkt wird. Vielleicht kann man davon ausgehen, daß in solchen Fällen sich ein Muskel abspalten muß, der diese Kraft durch Gegenzug kompensiert. Nach dieser Interpretation dürfte die Übereinstimmung von *Microphor* und *Medetera* auf Konvergenz beruhen.

Bei den übrigen untersuchten Dolichopodiden, die alle nur einen Muskel 2 haben, herrschen offensichtlich andere Verhältnisse (s. die Abbildungen bei Ulrich 1974 und 1983): Bei *Argyra* verläuft die Zugrichtung des Muskels quer zur Bewegung des Ejakulatorsklerits, bei *Sciapus*, *Neurigona* und *Dolichopus* lassen die Zugrichtung der mittleren Fasern und die Lage der Insertionsstelle auf einem Seitenapodem („Seitenfortsatz des Ejakulationsapodems", EjF) zum Gelenk sogar auf eine schwache Komponente entgegen der Richtung der Ejakulationsbewegung schließen. Bei *Thinophilus* wird eine Verengung der Vesica während des Erektionsvorgangs durch Verlagerung der Insertion auf den feststehenden Teil der Spermapumpe (Vesicasklerit) vermieden. Der unpaare Muskel von *Rhaphium* inseriert in der ventralen Mittellinie, wodurch eine Komponente im Sinne einer Ejakulationsbewegung ausgeschlossen wird; wenn die Zugkraft am feststehenden Teil ansetzt, kann sie keine Pumpwirkung erzeugen, setzt sie am Ejakulatorsklerit an, so ist eine schwache Komponente im Sinne einer Erweiterung denkbar.

Bei *Empis borealis* (s. Ulrich 1972, Abb. 15) liegt die mittlere Zugrichtung des Muskels, ähnlich wie bei *Microphor*, annähernd parallel zur Ejakulationsbewegung, aber etwa die Hälfte der Fasern verläuft ventral vom Niveau des Gelenks und wirkt den dorsalen (dorsolateralen) Fasern entgegen, so daß insgesamt eine neutrale Wirkung resultieren dürfte. Die Mechanik der Spermapumpe von *Chelifera* und *Wiedemannia* ist unbekannt, über etwaige Wirkungen des Muskels auf das Volumen der Vesica kann deshalb nichts ausgesagt werden.

Die vorliegenden Befunde lassen den Schluß zu, daß Muskel 2 im Grundplan der Empidoidea am beweglichen Teil der Spermapumpe inseriert und daß eine Ejakulation während des Erektionsvorgangs durch verschiedene, teils konvergent entwickelte Lösungen vermieden wird. Im Hinblick auf diese kommt wahrscheinlich *Empis borealis* dem Grundplan nahe.

Die hier angenommene Funktion von Muskel 2b erkannte ich bei der Bearbeitung des Hypopygiums von *Medetera* (1978) nicht. Damals hielt ich ihn für einen Antagonisten von Muskel 1, der die Vesica nach beendeter Ejakulation erweitert. Eine solche Funktion, zusätzlich zur anderen, ist zwar denkbar, aber wegen des kurzen Hebelarms (bei *Medetera*, nicht bei *Microphor*) unwahrscheinlich, und setzt voraus, daß der Muskel sich unabhängig von 2a kontrahieren kann. Ob dies möglich ist, läßt sich ohne Kenntnis der Innervation nicht beurteilen. Da die meisten Empidoidea keinen entsprechenden Muskel besitzen, muß die Erweiterung bei ihnen auf andere Weise bewerkstelligt werden, wahrscheinlich durch die Elastizität des vermutlich syndetischen Ejakulatorgelenks. Das gleiche Prinzip ist für *Microphor* und *Medetera* anzunehmen. Bei *Microphor* wird wahrscheinlich auch die Rückkehr des Aedeagus aus der Erektions- in die Ruhestellung durch die Elastizität des Skeletts, und zwar der Stützlamelle und der ihr benachbarten Skleritpartien, veranlaßt; allerdings kann eine gleichsinnige Wirkung von Muskel 1, vielleicht gemeinsam mit 2b, nicht ausgeschlossen werden (wie 1974 für die Dolichopodiden angenommen).

Der Ursprung von Muskel 2a liegt nahe der membranösen Basis des Aedeagus. Möglicherweise ist dies ein plesiomorphes Merkmal, das meine frühere Annahme (1974) widerlegt, der Ursprung sei schon im Grundplan der Empidoidea auf das Hypandrium verlagert. Soweit die Empididen und Dolichopodiden darin übereinstimmen, muß dies dann auf Konvergenz beruhen.

3. Ein starker und breit gefächerter Muskel mit Ursprung in der Ventralregion des Hypandriums und Insertion an der Medialfläche des Genitalkammerapodems. Er zieht die Wand der inneren Genitalkammer nach ihrer Vorstülpung in die Ruhelage zurück und ist der Antagonist von Muskel 4.

Soweit bisher bekannt, fehlt bei den Empididen ein homologer Muskel. Sein Vorhandensein bei *Microphor* und den Dolichopodiden beruht wahrscheinlich auf Synapomorphie.

4. Ein starker Muskel, der vom caudalen Bereich der Hypandrium-Seitenwand allmählich schmäler werdend zur Lateralfläche der apikalen Verbreiterung des Genitalkammerapodems zieht. Er bewirkt die Vorstülpung der inneren Genitalkammer und Spreizung der Anhänge, vermutlich im Zusammenhang mit der Erektion des Aedeagus.

Auch dieser Muskel hat bei den untersuchten Empididen kein Homologon. Muskel 4 der Dolichopodiden entspringt, soweit vorhanden und bisher bekannt, an anderer Stelle; er ist aber hinsichtlich seines Ursprungs, seiner Zugrichtung und mutmaßlichen Funktion variabel, und es erscheint durchaus möglich, daß er bei manchen Gattungen (z. B. *Dolichopus*, Ulrich 1974, Abb. 59) und im Grundplan der Familie antagonistisch zu Muskel 3 wirkt und die Erektion unterstützt, indem er die Genitalkammerwand caudad oder posterodorsad zieht. Die Übereinstimmungen mit dem Muskel von *Microphor* gehen immerhin so weit, daß Homologie und Synapomorphie wahrscheinlich ist.

5. Flach deltaförmig, breiter Ansatz im dorsalen Bereich der Lateralwand des Periandriums, schmaler Ansatz mit Sehne am Hypandriumapodem unmittelbar vor dessen Caudalende am Grund der Einbuchtung des Hypandrium-Dorsolateralrandes.

Ulrich (1972, 1975) 3

6. Der kräftige Muskel setzt einerseits an der Dorsalfläche des Hypandriumapodems und der angrenzenden Hypandrium-Außenwand, andererseits am Periandrium einschließlich der Anteroventralfläche der beiden cranialen Periandriumleisten an.

Ulrich (1972, 1975) 6

Dieser Muskel entspricht nach der Lage seiner dorsalen Ansatzfläche Muskel 6a der Dolichopodiden.

7. Entspringt an der Seitenwand des Periandriums, zieht lateral von Muskel 5 distad zu seiner Insertion an der medioventralen Basis des beweglichen Anhangs und bewirkt offensichtlich dessen Adduktion. Der rechte Muskel ist nicht oder nur wenig schwächer als der linke, obwohl der rechte Anhang viel kürzer ist. Vermutlich wird dies durch die festere Angliederung an den Hauptteil des Periandriums ausgeglichen, so daß die Bewegung beider Anhänge etwa die gleiche Kraft erfordert.

Ulrich (1972, 1975) 4

8. Ein flacher Muskel, der vom medianen Bereich des Proctigersternits dicht neben dem Enddarm zur Basis des Cercus zieht.

Ulrich (1972, 1975) 8

9. Drei Muskeln, die den Proctiger oder die ihm benachbarte Membran mit Teilen des Genitalsegments verbinden: 9a ist stark und kurz und setzt einerseits an der Dorsolateralfläche der Proctigerleiste und der angrenzenden Außenwand des Proctigersternits, andererseits in der Dorsal- und Dorsolateralregion des Periandriums an. 9b

und 9c sind lang und schmal und ziehen, sich überkreuzend, von der Dorsalfläche des Hypandriumapodems zur Membran cranial (b) und lateral (c) der Cercusbasis; b bleibt auf ganzer Länge gleich stark, c wird allmählich schmäler und verläuft lateral von b.

Ulrich (1972, 1975) 9

Man kann sich unschwer vorstellen, daß 9b und 9c sich durch Teilung aus einem Muskel entwickelt haben, wie dies (1974) für die Muskeln der Dolichopodiden angenommen wurde. Nach ihren Insertionsstellen entsprechen sie den gleichnamigen Muskeln von *Rhaphium*, ihr Ursprung am Hypandriumapodem stimmt mit dem des einzigen Muskels von *Empis* überein (Parallelentwicklung oder Konvergenz?).

9a ist viel stärker und entspringt weit von b und c entfernt, was gegen seine Ableitung vom gleichen Muskel zu sprechen scheint. Dennoch sehe ich keine andere Möglichkeit, als ihn mit dem gleichnamigen Muskel der Dolichopodiden zu homologisieren, der ebenfalls am Proctigersternit inseriert und am 9. Segment entspringt, wenn auch weiter ventral und (außer bei *Sciapus*) eher im Bereich des Hypandriums. Da Muskel 9, wie früher (1974) festgestellt, seinen Ursprung bei den Brachyceren offensichtlich öfter und in verschiedener Weise verlagert hat, erscheint die autapomorphe Verlagerung einer Portion auf das Periandrium immerhin denkbar. Daß 9a so stark geworden ist, kann vielleicht mit der starken Entwicklung des Protigersternits und dessen Bedeutung für die Aufhängung des Aedeagus erklärt werden.

Empis und *Wiedemannia* haben nur einen Muskel 9, der am Cercus inseriert (Ulrich 1972). Die Teilung in zwei oder drei Portionen, deren eine am Proctigersternit ansetzt, ist eine vermutlich synapomorphe Übereinstimmung mit den Dolichopodiden.

Weibliches Postabdomen und Kopula

Postabdomina in Kopula: Abb. 35—38 (Form B)
Paarungsstellung: Abb. 34

Äußerer Aufbau des weiblichen Postabdomens

Das Postabdomen des Weibchens, das wie beim Männchen aus dem 6. und den folgenden Segmenten besteht, ist in Ruhe teleskopartig in das Praeabdomen zurückgezogen.

Tergit und Sternit der Segmente 5, 6 und 7 setzen sich caudad in je einen linken und einen rechten Skleritstreifen fort, der die nachfolgende Intersegmentalregion versteift. Ein weiterer Skleritstreifen (spl) liegt jederseits in der Pleuralmembran und reicht vom Hinterrand des 5. Segments bis in die Intersegmentalregion 7/8. Auf dieser Länge wird das Postabdomen demnach von sechs längs verlaufenden Skleritstreifen durchzogen, deren dorsales und ventrales Paar im Bereich der Tergite und Sternite 6 und 7 mediad zu unpaaren Platten verbreitert sind. Die Tergite 6 und 7 tragen vor ihrem Hinterrand eine Querreihe von (meist) vier Borsten, die intersegmentalen Streifenpaare und die pleuralen Skleritstreifen sind unbeborstet. Der Grad der Sklerotisierung und Ausfärbung ist individuell verschieden und oft so schwach, daß die Abgrenzung der Sklerite nicht klar zu erkennen ist (vom Alter abhängig?).

Die Skleritstreifen sind elastisch biegsam und bei teilweise eingezogenem Postabdomen am Caudalende des sichtbaren Abschnitts zur Mitte hin eingebogen (Abb. 35—37). Beim Ausfahren des folgenden Segments wandert die Biegungszone caudad, und der bisher eingezogene Caudalabschnitt der Skleritstreifen tritt an die Oberfläche. Es ist einleuchtend, daß diese Konstruktion ein hohes Maß an Beweglichkeit und Dehnbarkeit in Längs- und Querrichtung bei gleichzeitiger Wahrung der Stabilität ermöglicht.

Das 8. Segment (Genitalsegment) hat je ein Paar großer Hemitergite (ht8) und streifenförmiger Hemisternite (hs8). Bei der Kopula drücken die eindringenden Teile des Hypopygiums seine Ventralseite in der Umgebung der Geschlechtsöffnung ein, dabei werden die Hemisternite einwärts gebogen und ihr Caudalabschnitt nach innen verlagert (Abb. 37); hier ist also das gleiche mechanische Prinzip wirksam wie bei den Skleritstreifen der vorausgehenden Segmente.

Der postgenitale Abschnitt des weiblichen Abdomens (Proctiger, ab Segment 9) hat das Aussehen eines Endsegments mit einem Paar Hemitergite (ht9+10), einem ungeteilten Sternit (s9) und einem Paar seitlicher Skleritstreifen, die sich caudad in stabförmige Anhänge (c) verlängern.

Die Hemitergite tragen vor ihrem Hinterrand eine Querreihe von je drei Borsten, sie stimmen also weitgehend mit den Acanthophoriten von *Microphor sycophantor* (s. Hennig 1976, Abb. 55) und der Dolichopodiden überein, die teils als Hemitergite des 9. Segments (Hennig), teils als Verschmelzungsprodukt der median geteilten Tergite 9 und 10 gedeutet werden (Irwin 1974 bei *Sciopolina*). In Bau und Bedornung bzw. Beborstung dieser Sklerite besteht kein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den anderen Microphoridengattungen (*Schistostoma*, *Parathalassius* und *Microphorella*, Chvála 1983—1988, „acanthophorous intruded abdomen").

Die Anhänge deute ich in Übereinstimmung mit Hennig (1976, Abb. 55) und Chvála (1986, *Microphor*) als Cerci und als Homologon der vergleichbaren Anhänge am Ende des weiblichen Abdomens von *Empis* (Ulrich 1972, Abb. 3), im Grundplan der Empidoidea (Chvála 1983, 1986, „telescopic abdomen") und bei den Dolichopodiden (*Sciopolina*, Irwin 1974, Fig. 54—56). Ähnliche, vermutlich homologe Anhänge beim Weibchen von *Schistostoma* interpretiert Chvála (1987) als Hemitergite des 10. Segments. Eine gesicherte Homologisierung der Anhänge bei den verschiedenen Gattungen dürfte ohne Kenntnis der Muskulatur kaum möglich sein.

Zur Paarungsstellung

Beobachtungen über den Beginn der Kopulation liegen nicht vor. Die eigenen Erfahrungen berschränken sich auf Paare, die in Kopula an der Hauswand sitzend oder langsam laufend angetroffen wurden (Abb. 34). Dabei sind die Tiere voneinander abgewandt (opposed position, Hardy 1944; opponierte Stellung, Hennig 1973; tail-to-tail orientation, McAlpine 1981), eine Stellung, die nur unter Abbiegung des Abdomens eines oder beider Partner möglich ist. Nach Lebendaufnahmen sind anscheinend die letzten Segmente des Männchens nach links, die des Weibchens nach rechts abgebogen, jeweils bezogen auf das betreffende Tier. Demnach macht das Männchen in diesem Stadium die Rechtsbiegung seines Postabdomens etwa zur Hälfte rückgängig, so daß die rechte Seite des (invertierten) Hypopygiums caudad gerichtet ist. Die normale Ruhestellung spricht dafür, daß die Partner zunächst über- oder nebeneinander stehen (superimposed oder pleural position, Hardy), wobei das Hypopygium ventral vom weiblichen Genitalsegment liegt (wie in Abb. 35), und erst nach Herstellung der Verbindung in die opponierte Stellung übergehen.

Es ist also anzunehmen, daß *Microphor* nacheinander zwei verschiedene Paarungsstellungen einnimmt, die in gleicher Folge bei den Asiloidea häufig vorkommen (Hardy) und innerhalb der Empidoidea als plesiomorph gelten können. Bei *Empis*, deren Paarung oft beschrieben und auch mehrmals abgebildet wurde (z. B. Lindner 1949, Ulrich 1972, Svensson & Petersson 1987), wird die Stellung der Tiere übereinander (superimposed position) bis zum Ende der Kopulation beibehalten, bei den Dolichopodiden läuft die Kopula in so kurzer Zeit ab, daß ein Wechsel in die opponierte Stellung wohl ausgeschlossen ist. Trotz ähnlicher und wahrscheinlich synapomorpher Torsion des männlichen Postabdomens ist *Microphor* also hinsichtlich der Kopulationsdauer und der Paarungsstellungen gegenüber den Dolichopodiden plesiomorph geblieben.

Die Paarbildung wurde meines Wissens noch nicht beobachtet. Ich vermute, daß sie im Schwarm erfolgt. Dem scheint zu widersprechen, daß bisher nur Männchenschwärme ohne Kopula beobachtet wurden (Chvála 1980). Dafür spricht, daß kopulierende Paare stets an anderer Stelle der Hauswand als die meisten Einzelindividuen anzutreffen waren: Während einzelne Tiere am häufigsten an der südlichen und der nördlichen Wand saßen, vor denen der Boden mit *Cotoneaster* und *Jasminum nudiflorum* bedeckt ist, konnten Paare in Kopula (mindestens 7) bisher nur an der Westseite gefunden werden; dort stehen Bäume und höhere Sträucher (*Betula verrucosa*, *Prunus cerasifera*, *Juniperus communis*, breitwüchsige *J. chinensis* und *J. virginiana*), die sich als Schwarmplatz eignen. Dies läßt sich mit der Annahme erklären, daß Tiere, die sich unter den Bodendeckern entwickelt haben, sich zunächst an der benachbarten Hauswand einfinden und später den Schwarmplatz aufsuchen, wo die Paare sich anschließend an der Hauswand niederlassen.

Lagebeziehungen der Teile in Kopula

Das Präparat eines Paares in Kopula (Abb. 35—38) ermöglicht einige Aussagen über die Lagebeziehungen der Teile des Hypopygiums zum weiblichen Postabdomen.

Folgende Teile sind in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt:
die Praegonite,
die asymmetrischen Anhänge,
der Distalteil des Aedeagus (alle drei Abb. 35),
der Medialfortsatz am linken asymmetrischen Anhang des Periandriums (Abb. 36, 38).

Der Distalteil des Aedeagus ist nicht, wie meistens in Ruhelage (Abb. 4—6, 10, 13, 16), ventrad gerichtet, sondern caudad; im weiblichen Genitaltrakt weist er craniad. Die Lage des Dorsallappens zum übrigen Hypopygium entspricht dagegen der Ruhestellung (Abb. 35, 36). Daraus kann man wohl schließen, daß auch der Basalteil des Aedeagus die Ruhelage einnimmt und die abweichende Stellung des Distalteils auf eine Streckung im Gelenk am Übergang in den Basalteil zurückzuführen ist. Den Ablauf der Bewegungen des Aedeagus bei der Kopulation kann man sich vielleicht folgendermaßen vorstellen: Zunächst wird der ganze Phallusapparat durch Kontraktion von Muskel 2a bei gleichzeitiger Kontraktion von Muskel 4 und unter elastischer Verbiegung der Aedeagus-Stützleiste erigiert und der nun caudad gerichtete Distalteil in die Vulva eingeführt. Während Basalteil und Dorsallappen in ihre Ruhelage zurückkehren, wird der Distalteil im weiblichen Trakt in seiner Lage und Orientierung festgehalten, wobei eine Führung durch die Praegonite oder die asymmetrischen Anhänge im Spiel sein kann.

Der linke Medialfortsatz liegt in der weiblichen Genitalkammer dem linken Praegonit an, von außen ist nur seine Basis zu sehen (fmab). Bemerkenswert, aber auf Grund der andersartigen Gestalt und Orientierung verständlich ist das abweichende Verhalten des rechten Medialfortsatzes, der die Membran zwischen den Hemisterniten und vor der Vulva mit seiner caudad gerichteten Fläche berührt und mit seiner Spitze etwas eindrückt (Abb. 36, 37). Wenn er allerdings so geformt ist wie in Abb.

9, erscheint es denkbar, daß auch er in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt wird.

Im übrigen liegt der linke bewegliche Anhang mit seiner Dorsalkante und Lateralfläche der linken Pleuralmembran des weiblichen 8. Segments hinter der Geschlechtsöffnung an, seine Spitze weist, auf das Postabdomen des Weibchens bezogen, posterodorsad; der rechte berührt mit seiner Medialfläche das rechte Hemisternit und die medial angrenzende Membran des 8. Segments vor der Vulva, seine Spitze weist anterodorsad.

Dimorphismus

Form A: Abb. 4, 7, 16, 21, 24
Form B: Abb. 8, 9, 25, 26, 27

Die mir vorliegenden Männchen lassen sich zwei Formen zuordnen, die sich in mehreren Gestaltmerkmalen des Hypopygialskeletts unterscheiden:

	Form A	Form B
Periandrium in Seitenansicht	schmäler	breit oval
Dorsalfortsatz des Periandriums	lang und schmal, gerade oder leicht caudad gebogen, mit caudad weisender Spitze	kürzer und breit, leicht craniad gebogen, Ende abgerundet
Apikaler Proctigeranhang	schmal, leicht dorsad gekrümmt, fast parallel zur Medianebene	breit, ventrad und mediad gekrümmt
Ventraler Proctigeranhang	kurz	absolut und im Verhältnis zum apikalen Anhang länger
Ejakulatorapodem	gestielt, im Mittelteil viel schmäler als apikal	pflugscharförmig, im Mittelteil fast so breit wie apikal
Parallelkanal der Spermapumpe	proximal enger	proximal weiter
Aedeagus-Stützlamelle	in Querrichtung (links—rechts) breit, mäßig verdickt	in Querrichtung schmäler, stark verdickt

Beide Formen zeigen in der Gestalt der Teile des Hypopygiums eine gewisse, als normal einzustufende Variabilität, in den obigen Merkmalen wurden aber bisher keine Übergänge und keine Überschneidungen gefunden. Soweit nachgeprüft, treten die Merkmale einer Form korreliert auf, d. h. es wurden keine Tiere gefunden, die nach einem Teil ihrer Merkmale Form A, nach anderen Form B zuzuordnen wären. Allgemein und in Teilen erscheint das Hypopygium von Form B etwas gröber gebaut, es ist aber nicht größer, die Größe scheint bei beiden Formen innerhalb der gleichen Grenzen zu variieren.

Ob der Dimorphismus die Funktion beeinflußt, ist nicht bekannt, aber unwahrscheinlich. Das verschieden geformte Ejakulatorapodem dürfte seinen Zweck als Muskelansatzfläche in beiden Fällen in gleicher Weise erfüllen, sofern an ihm die gleichen Muskeln ansetzen (eine Untersuchung der Muskulatur liegt nur von Form A vor). Die geringere Breite der Aedeagus-Stützlamelle von Form B wird anscheinend durch größere Dicke kompensiert, so daß ähnliche mechanische Eigenschaften zu erwarten sind. Keiner der vom Dimorphismus betroffenen Teile tritt bei der Kopula mit dem weiblichen Postabdomen in Kontakt, ein Einfluß im Sinn eines

Schlüssel-Schloß-Mechanismus ist also wohl auszuschließen. Andererseits variieren Länge und Gestalt der Medialfortsätze, deren linker in die Vulva eingeführt wird, unabhängig von den beiden Formen.

Beide Formen sind offensichtlich auch in älteren Sammlungen anderer Herkunft vertreten. Den Zeichnungen Hennigs (1976) lag offensichtlich Form B zugrunde (alle erwähnten Merkmale außer dem letzten sind zu erkennen), Chvála (1983, 1986) bildete wahrscheinlich ebenfalls Form B ab (Dorsalfortsatz, Ejakulatorapodem), und Collin (1961) gab eine Zeichnung des Phallusapparats, die Form A zugeordnet werden kann.

Da Unterschiede im Genitalskelett von Insekten meistens als Indiz für Artverschiedenheit gewertet werden, mußte sich die Frage aufdrängen, ob nicht auch im vorliegenden Fall zwei Arten zu unterscheiden sind. Ich halte dies aus folgenden Gründen für unwahrscheinlich:

1. Wenn man die sieben erwähnten Unterschiede außer acht läßt, gleichen sich die Hypopygien beider Arten in der Gestalt der Teile und ihrer Chaetotaxie so weitgehend, daß man nicht zögern würde, sie als artgleich anzusehen. In den von Collin (1961) und Chvála (1983, 1986) gegebenen Bestimmungsmerkmalen am übrigen Körper wurde ebenfalls kein Unterschied festgestellt.

2. Sollten die beiden Formen doch verschiedene Arten repräsentieren, müssen sie angesichts der weitgehenden morphologischen Übereinstimmungen untereinander sehr nah verwandt sein, wahrscheinlich Schwesterarten. Dann aber stellt sich die Frage nach den wirksamen Isolationsmechanismen.

Beide Formen traten in mehreren Jahren am gleichen Fundplatz und in der gleichen Jahreszeit auf, zwischen dem 3. und dem 27. Mai während eines Zeitraums von höchstens 12 Tagen. Männchen von Form B wurden an verschiedenen Stellen der Hauswand angetroffen, auch an der Süd- und der Nordseite, den häufigsten Fundstätten von Form A. Unter vier Paaren in Kopula, die 1986 und 1987 von der Westseite abgesammelt wurden, waren drei Männchen (1987) von Form A und eines (1986, Abb. 35—38) von Form B. Im Abschnitt über die Paarungsstellung wurde vermutet, daß der Entwicklungsort und der Schwarmplatz sich jeweils in der Nähe befanden. Trifft dies zu, besteht Grund zu der Annahme, daß die beiden Formen sowohl den Larvalbiotop als auch den Schwarmplatz teilen. Isolation durch räumliche oder zeitliche Trennung scheint demnach nicht gegeben zu sein, zumal verschiedene Einnischung bei Arten mit vagilen, (vermutlich) räuberischen Larven unwahrscheinlich ist. Wenn auch Unterschiede im Paarungsverhalten nicht ausgeschlossen werden können, spricht doch gegenwärtig nichts für einen wirksamen Isolationsmechanismus.

Für eine Aufspaltung in zwei Arten scheint zu sprechen, daß die Formen sich in mindestens 7 Merkmalen unterscheiden, die offenbar voneinander unabhängig sind. Dies ließe sich aber auch mit Vererbung durch ein gemeinsames Gen oder gekoppelte Gene erklären.

Solange keine weiteren Unterschiede zwischen den Formen gefunden werden, wobei besonderes Augenmerk auf Biologie, Verhalten und Ökologie zu richten wäre, halte ich das Vorliegen einer einzigen, di- oder polymorphen Art (mit weiteren, noch unbekannten Formen) für die wahrscheinlichste Erklärung. Allein der Umstand, daß die festgestellten Unterschiede im Bereich der Genitalmorphologie liegen, sollte nicht als Argument für eine Artaufspaltung vorgebracht werden, denn es ist grundsätzlich nicht einzusehen, weshalb Di- oder Polymorphismus, wie er in anderen Fällen hinsichtlich anderer Merkmale bekannt ist, nicht auch im Bereich der Genitalien möglich sein sollte.

Am Fundplatz war Form A in den letzten Jahren, nicht aber im ersten Beobachtungsjahr, häufiger anzutreffen als Form B. Soweit das Material früherer Jahre nicht schon verbraucht war, als ich auf den Dimorphismus aufmerksam wurde, kann die Ausbeute an Männchen aus den einzelnen Jahren folgendermaßen beziffert werden:

1981: 11 Form A, 16 Form B
1983: 26 Form A
1984: 3 Form A
1986: 1 Form B
1987: 142 Form A, 5 Form B
1988: 1 Form A

Das abweichende Verhältnis im ersten Beobachtungsjahr kann damit zusammenhängen, daß der Biotop vermutlich erst ein oder wenige Jahre zuvor durch Zuwanderung aus der umgebenden Population besiedelt wurde. Die Larven entwickeln sich, soweit bekannt, im Waldboden oder in der darüber liegenden Laubstreu: Beling (1882) fand Larven einer *Microphor*-Art (*anomalus* oder *crassipes*?) unter Buchen, und im eigenen Garten wurden im Mai 1988 ein Männchen (Form A) und zwei Weibchen von *M. holosericeus* aus dem Boden eines zwölfjährigen Ahornbestandes gezogen. Der Garten wurde 1975 auf einer bisherigen Weide am Ortsrand angelegt und mit verschiedenen Gehölzen bepflanzt. Wenn die Art sich nur unter Bäumen und Sträuchern entwickelt, kann ein geeigneter Larvalbiotop am Fundplatz noch nicht lange vor 1981 bestanden haben, und es ist denkbar, daß die erste Generation, die sich an Ort und Stelle entwickelte, 1981 schlüpfte. Wenn Form B im Genbestand der ersten Zuwanderer häufiger vertreten war als im Durchschnitt der Herkunftspopulation, ist auch in der ersten Tochtergeneration ein entsprechendes Verhältnis zu erwarten, das sich nach der Zuwanderung weiterer Tiere dem der umgebenden Population angleichen mußte.

Bewertung der Merkmale

Beim Vergleich des männlichen Postabdomens von *Microphor holosericeus* mit dem mutmaßlichen Grundplan der Dolichopodiden wurden mehrere Merkmalsübereinstimmungen festgestellt, die mit einiger Wahrscheinlichkeit als Synapomorphien gewertet werden können:

a) Torsion des Postabdomens mit Inversion des Hypopygiums und Umbiegung nach rechts bzw. dorsad — aber Umbiegung auf mehrere Segmente verteilt, Segment 8 weniger stark abgewandelt und Hypopygium an der Übergangsstelle symmetrisch
b) Zwei Muskeln der inneren Genitalkammer (3, 4)
c) Muskel 9 geteilt, eine Portion (9a) inseriert am Proctigersternit
?d) Verlagerung des Ursprungs von Muskel 9a vom Proctiger auf das Genitalsegment (Konvergenz mit *Empis*)
?e) Dorsale Aufhängung des Phallusapparats über die Vesica und ein inneres Stützskelett.

Hinsichtlich des komplexen Merkmals a haben die Dolichopodiden sich offenbar weiter vom plesiomorphen Ausgangszustand entfernt als *Microphor.* Hier scheint demnach ein ähnlicher Fall vorzuliegen wie bei vier Merkmalskomplexen des Thorax (Ulrich 1984).

In anderen abgeleiteten Merkmalen unterscheidet sich *Microphor holosericeus* sowohl von den Dolichopodiden als auch von den untersuchten Empididen und vom Grundplan; sie sind demnach vorläufig als autapomorph einzustufen und lassen sich beim gegenwärtigen Kenntnisstand nicht für phylogenetische Fragestellungen verwerten. Sieht man von bloßen Gestaltmerkmalen ab, die oft nicht sicher zu beurteilen sind, können doch einige Charaktere für den Vergleich mit näher verwandten Arten und Gattungen wichtig sein. Im folgenden sollen deshalb die Autapomorphien aufgeführt werden, deren Beachtung bei künftigen Untersuchungen mir lohnend erscheint:

f) Hypandrium mit stark entwickeltem zweizelligem Drüsenorgan
g) Hypandrium mit akzessorischen Anhängen
h) Hypandriumbrücke reduziert, verschmälert und dem Proctigersternit starr angegliedert oder ganz fehlend
i) Membranöses Fenster im Bereich des Hypandriumarms, Differenzierung von Skleritsträngen
k) Komplexer Aufbau des Genitalkammersklerits mit asymmetrischem Anhang
l) Genitalkammerapodem als Ansatzfläche starker Muskeln (3 und 4, diese synapomorph mit Dolichopodiden)
m) Hypandrium und Periandrium asymmetrisch einschließlich der Anhänge
n) Beweglicher Anhang des Periandriums mit Medialfortsatz
o) Periandrium mit Dorsalfortsatz
p) Aedeagus in drei Teile gegliedert, in sich beweglich
q) Spermapumpe mit Parallelkanal
r) Verlagerung des Ursprungs von Muskel 9a auf das Periandrium
s) Muskel 2 geteilt (Konvergenz mit *Medetera*).

In einem Merkmal scheint *Microphor* dem Grundplan näher zu stehen als die anderen untersuchten Empidoidea:

t) Ursprung von Muskel 2a an der Basis des Aedeagus.

Weitere Merkmale können sich bei künftigen Vergleichen als wichtig erweisen, ihre Bewertung als plesio- oder apomorph muß aber noch offen bleiben:

u) Gelenk zwischen Hypandrium und Periandrium
v) Keine Gelenkmembran an der lateralen Basis des beweglichen Anhangs
w) Proctigeranhänge
x) Bau und Funktionsweise des Ejakulatorventils
y) Ursprung von Muskel 1 am Hypandriumapodem (Symplesiomorphie oder Konvergenz mit *Empis* und *Chelifera*?).

Schlußbemerkungen

Die Befunde der vorliegenden Untersuchung und der Vergleich mit den früher bearbeiteten Empidoidea belegen, daß das Hypopygium von *Microphor holosericeus* einen überdurchschnittlich verwickelten Aufbau hat. Seine Konstruktion weicht in wesentlichen Punkten von dem ab, was nach der bisher detailliertesten Bearbeitung durch Hennig (1976) erwartet werden konnte.

In der Darstellung der morphologischen Fakten durch Hennig waren zwei Irrtümer richtigzustellen, die auf der Verwechselung von Teilen des Innenskeletts (Drüsenkegel, Spermapumpe) mit äußeren Strukturen beruhen. Beobachtungsfehler wie diese können sich bei der Bearbeitung eines kleinen und schwierigen Objekts leicht einstellen. Gründliche Untersuchungen mit verbesserter Methodik können helfen, sie zu vermeiden.

Wichtig ist aber auch eine Betrachtungsweise, die dem Objekt angemessen ist, indem sie das Kutikularskelett als eine Bildung der Oberfläche begreift und stets danach fragt, wie die Teile über diese miteinander verbunden sind. Dieser Aspekt wird oft vernachlässigt; das kommt in einem gebräuchlichen Zeichenstil, der die Beziehungen der Teile zur Oberfläche nicht wiedergibt, ebenso zum Ausdruck wie in Ungenauigkeiten der Begriffswahl bei der Beschreibung so verschiedener Strukturen wie sklerotisierter Flächen (Sklerite), freistehender Auswüchse (Anhänge, Fortsätze) und nach innen gerichteter Einfaltungen (Apophysen oder Apodeme, Leisten). So spricht Hennig in seinen Bildlegenden bei den akzessorischen und den asymmetrischen Anhängen kurz hintereinander von „Anhängen", „Fortsätzen" und „Skleriten", als ob diese Begriffe synonym wären, und er schreibt, die asymmetrischen Anhänge seien „proximal verbunden durch das gabelförmige Apodem", ohne zu erwähnen, daß beide, Anhang und Apodem, deshalb eine feste (und doch elastisch biegsame) Einheit bilden, weil sie dem gleichen Sklerit aufsitzen.

Ein notwendiger Schritt zum Verständnis der Strukturen ist die konsequente Anwendung eindeutiger Termini. Deshalb sollte der Begriff „Sklerit" nur im obigen Sinn gebraucht werden, als sklerotisierter Bezirk in der Oberfläche, und nicht für freistehende räumliche Gebilde.

Dank

Im Verlauf der Arbeit konnte ich mich auf vielfältige Hilfe von Kollegen stützen, denen ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte:

Frau Ch. Große-Streuer beteiligte sich unmittelbar an den Arbeiten, indem sie in bewährter Weise die histologische Technik besorgte. Die Herren E. Schmitz und J. Schicke berieten mich in fototechnischen Fragen, entwickelten die Filme zu den Mikrofotos und fertigten danach und nach Farbdiapositiven Vergrößerungen an, von denen zwei als Druckvorlagen Verwendung fanden. Herr Dr. W. Dierl (München) setzte seine schwedischen Sprachkenntnisse ein, um mir bei der Auswertung der Arbeit von Holmgren 1895 zu helfen. Herr Dr. M. Chvála (Prag), der die paläarktischen Microphoriden revidiert hat (Chvála 1986—1988), überließ mir einige in Alkohol konservierte Männchen von *Microphor crassipes* und *M. anomalus* und machte dadurch die Einbeziehung dieser Arten in die Untersuchung möglich. Er und Herr Dr. G. C. D. Griffiths (Edmonton, Alberta) stellten bereitwilligst eigene, noch nicht veröffentlichte Manuskripte zur Verfügung und diskutierten mit mir einen Teil der angeschnittenen Fragen. Ergiebige und teils recht intensive Diskussionen konnte ich auch mit Herrn und Frau Dres D. J. und D. de C. Henshaw (Waltham Abbey, Essex), den Herren Prof. Dr. T. Saigusa (Fukuoka, Kyushu), Prof. Dr. F. Vaillant (Grenoble), Dr. H. Schumann (Berlin) und Prof. Dr. F. Schremmer (Wien) sowie mit meinen Bonner Institutskollegen führen. Die Gespräche erbrachten manche Anregung für die Bewertung meiner Befunde und nützliche Ratschläge zur Methodik, die bei geplanten weiteren Untersuchungen in die Tat umgesetzt werden können.

Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Hypopygiums von *Microphor holosericeus* (Meigen) werden beschrieben und abgebildet, ergänzt durch Angaben zur äußeren Morphologie der praegenitalen Segmente und des weiblichen Postabdomens, zur Paarungsstellung und über die Lagebeziehungen der Teile beider Geschlechter bei der Kopula. Funktion und Homologie der Teile werden diskutiert, der Wert der Merkmale für phylogenetische Fragestellungen erörtert.

Das Hypopygium dieser Art weist einige Synapomorphien mit den Dolichopodiden und zahlreiche autapomorphe Merkmale auf. Ein Paar zweizelliger Drüsenorgane des Hypandriums wird als modifizierte Borsten und als autapomorphe Bildung gedeutet, seine Homologie mit den Gonostyli des Grundplans der Brachyceren in Zweifel gezogen. Die Hypandriumbrücke (Dorsalbrücke) ist weitgehend oder ganz zurückgebildet. Gegenteilige Angaben Hennigs (1976) beruhen auf der Verwechselung äußerer und innerer Skeletteile.

Literatur

Bährmann, R. (1960): Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen (Diptera). — Beitr. Ent. (Berlin) 10: 485—540.

Becker, Th. (1917—1918): Dipterologische Studien: Dolichopodidae, A: Paläarktische Region. — N. Acta Acad. leop. 102: 113—361, 103: 203—315, 104: 35—214.

Beling, [Th.] (1882): Beitrag zur Metamorphose zweiflügeliger Insecten aus den Familien Tabanidae, Leptidae, Asilidae, Empidae, Dolichopidae und Syrphidae. — Arch. Naturg. 48, Band 1: 187—240.

Burck, H.-C. (1973): Histologische Technik. 3. Auflage. — VIII + 205 S., 8 Tafeln. — Thieme, Stuttgart.

Chillcott, J. G. T. (1958): The comparative morphology of the male genitalia of muscoid Diptera. — Proc. 10th int. Congr. Ent. (Montreal, 1956) Vol. 1: 587—592.

Chvála, M. (1980): Swarming rituals of two *Empis* and one *Bicellaria* species (Diptera, Empididae). — Acta ent. bohemoslov. 77: 1—15.

— (1981): Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera). — Ent. scand. Suppl. No. 15: 225—236.

— (1983): The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. — Fauna entomologica scandinavica, Vol. 12: 281 S. — Scandinavian Science Press, Copenhagen oder Klampenborg.

— (1986): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 1. *Microphor* Macq. — Acta ent. bohemoslov. 83: 432—454.

— (1987): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 2. *Schistostoma* Beck. — Acta ent. bohemoslov. 84: 133—155.

— (1988): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 3. Parathalassiinae (*Parathalassius* Mik and *Microphorella* Becker). — Acta ent. bohemoslov. 85, im Druck.

Colless, D. H. (1963): An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus. — Proc. linn. Soc. N. S. Wales 88: 320—323.

Collin, J. E. (1961): British flies, Vol. VI: Empididae. — viii + 782 S. — University Press, Cambridge.

Crampton, G. C. (1936): Suggestions for a new interpretation of the postabdomen in male Cyclorrhaphous Diptera. — Bull. Brooklyn ent. Soc. 31: 141—148, Pl. VII.

Gilmer, P. M. (1923): The poison and poison apparatus of the White-Marked Tussock moth *Hemerocampa leucostigma* Smith and Abbot. — J. Parasit. 10: 80—86, Pl. IX—X.

— (1925): A comparative study of the poison apparatus of certain lepidopterous larvae. — Ann. ent. Soc. Amer. 18: 203—239.

Grassé, P.-P. (1975): Tégument proprement dit, V. — Phanères épidermiques. — In: Grassé, P.-P.: Traité de zoologie, Tome VIII, Fasc. III, 48—74. — Masson, Paris.

— & L. Lesperon (1938): Notes histologiques et biologiques sur une larve de Coléoptère termitophile *Troctontus silvestrii*, n. sp. — Arch. Zool. exp. gén. 79: 463—486, Pl. XXVI.

Griffiths, G. C. D. (1972): The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. — Series entomologica Vol. 8: 340 S., 1 Falttafel. — Junk, The Hague.

Hardy, G. H. (1944): The copulation and the terminal segments of Diptera. — Proc. ent. Soc. London, (Ser. A), 19: 52—65.

Hennig, W. (1936): Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der cyclorrhaphen Dipteren. — Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 328—370.

— (1971): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, III. Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. — Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 232: 28 S.

— (1973): 31. Ordnung Diptera (Zweiflügler). — In: Helmcke, J.-G., D. Starck & H. Wermuth: Handbuch der Zoologie, Band IV, 2. Hälfte (Insecta), 2. Auflage, Lfg. 20, 3 + 337 S. — De Gruyter, Berlin & New York.

— (1976): Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). — Stuttgart. Beitr. Naturk., (Ser. A Biol.), Nr. 283: 63 S.

Holmgren, E. (1895): Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganens morfologi hos skandinaviska makrolepidopterlarver. — K. svenska Vetensk.-Akad. Handl., (n. F.), 27, No. 4: 84 S., 9 Tafeln.

— (1896): Die haarbildenden Hautdrüsen bei Raupen. — Ent. Tidskr. 17: 81—85, Tafl. 2.

Irwin, M. E. (1974): An account of the southern African genus *Sciopolina* with descriptions of new species (Diptera: Dolichopodidae: Sciapodinae). — Ann. Natal Mus. 22: 221—264.

Lindner, E. (1949): Handbuch. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band I, XII + 422 S., 4 + 28 Tafeln. — Schweizerbart, Stuttgart.

McAlpine, J. F. (1981): Morphology and terminology — adults. — In: McAlpine, J. F., B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth & D. M. Wood: Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, 9—63. — Agriculture Canada, Research Branch, Monograph No. 27.

Mihályi, F. (1936): Untersuchungen über Anatomie und Mechanik der Flugorgane an der Stubenfliege. — Arb. ung. biol. Forsch.-Inst. 8: 106—119.

Parent, O. (1938): Diptères Dolichopodidae. — Faune de France 35: 720 S. — Lechevalier, Paris.

Reichardt, H. (1929): Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden. — Z. wiss. Zool. 135: 257—301.

Snodgrass, R. E. (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. — Smithson. misc. Coll. 135, No. 6, Publ. 4309: iii + 60 S.

Svensson, B. G., & E. Petersson (1987): Sex-role reversed courtship behaviour, sexual dimorphism and nuptial gifts in the dance fly, *Empis borealis* (L.). — Ann. zool. fenn. 24: 323—334.

Ulrich, H. (1972): Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 16: 1—27.

— (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 5: 60 S.

— (1975): Das Hypopygium von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae). — Bonn. zool. Beitr. 26: 264—279.

— (1978): Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — I: *Medetera truncorum* Meigen. — Bonn. zool. Beitr. 28: 412—420.

— (1983): Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt). — Bonn. zool. Beitr. 34: 395—404.

— (1984): Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea). — Bonn. zool. Beitr. 35: 351—398.

Weidner, H. (1936): Beiträge zu einer Monographie der Raupen mit Gifthaaren. — Z. angew. Ent. 23: 432—484.

Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Abb. 1—38: *Microphor holosericeus* (Meigen), männliches Postabdomen und Kopula.

Abkürzungen:

acad	dorsaler akzessorischer Anhang des Hypandriums
acam	medialer akzessorischer Anhang des Hypandriums
aeb	Basalteil des Aedeagus
aed	Dorsallappen des Aedeagus
aedi	Distalteil des Aedeagus
an	Anus
apki	Genitalkammerapodem
asal, asar	linker und rechter asymmetrischer Anhang des Hypandriums
br	Bruchstelle des Drüsenkegels
c	Cercus (♂, ♀)
cdh	Caudalrand des Hypandriums (Grenze zum 10. Sternit)
crh	Cranialrand des Hypandriums (Grenze zur Intersegmentalmembran 8/9)
cu	Cuticula
dej	Ductus ejaculatorius
dlh	Dorsolateralrand des Hypandriums (Grenze zur Pleuralmembran)
drk	Drüsenkegel (Telomer bei *Microphor*, Hennig 1976; postgonite, Chvála 1986)
drkb	membranöser Basalabschnitt des Drüsenkegels
drkdi	sklerotisierter Distalabschnitt des Drüsenkegels
drki	Innenskelett des Drüsenkegels
drkö	proximale Öffnung des Drüsenkegel-Innenskeletts
drm	Membran am Proximalende des Drüsenkegels (Cuticula?)
drz	Drüsenzelle
ejap	Ejakulatorapodem (Ejakulationsapodem, Ulrich 1972—1983; Phallapodem, Hennig 1976)
ejg	Ejakulatorgelenk (Gelenkstelle des Ejakulationsapodems, Ulrich 1972—1983)
ejsk	Ejakulatorsklerit (Basis oder Basalteil des Ejakulationsapodems, Ulrich 1974—1983)
ejv	Ejakulatorventil
ep	Hypodermis
eph	Endophalluswand
fmab	Basis des Medialfortsatzes am linken beweglichen Anhang des Periandriums
fmal, fmar	Medialfortsätze am linken und rechten beweglichen Anhang des Periandriums (Surstyli bei *Microphor*, Hennig 1976)
gk	Gelenkkopf am Hypandrium
gp	(primärer) Gonoporus
gpf	Gelenkpfanne am Periandrium
gps	sekundärer Gonoporus
h	Hypandrium
hap	Hypandriumapodem
hbr?	Rudiment der Hypandriumbrücke?
hs8	Hemisternit 8 (♀)
ht8—ht9+10	Hemitergite 8 und 9+10 (♀)
ihap	äußere Spur (Invaginationsspalt) des Hypandriumapodems
iprl	äußere Spur (Invaginationsspalt) der Proctigerleiste
mal, mar	linker und rechter (durch Muskel 7) beweglicher Anhang des Periandriums (Gonostyli, Ulrich 1972; Telomeren, Ulrich 1974—1983; Telomeren bei Dolichopodiden, Surstyli bei anderen Eremoneura, Hennig 1976)
mf	membranöses Fenster in der Region des Hypandriumarms
mki	Membran der inneren Genitalkammer
p	Periandrium (Gonocoxit + Epandrium, Ulrich 1972; Epandrium, Hennig 1976)
pbr	Periandriumbrücke
pfd	Dorsalfortsatz des Periandriums
phtr	Phallotrema
pk	Parallelkanal der Spermapumpe

pl	Innenleisten des Periandriums
praa	apikaler Proctigeranhang
prav	ventraler Proctigeranhang
prgl, prgr	linkes und rechtes Praegonit
prl	Proctigerleiste
s5—s8	Abdominalsternite 5—8 (♂), Abdominalsternite 5—7 einschließlich der nachfolgenden intersegmentalen Skleritstreifenpaare (♀)
s9	Abdominalsternit 9 (♀)
se	Sekret
ski	Genitalkammersklerit
skicd	caudaler Ast des Genitalkammersklerits
skicr	cranialer Ast des Genitalkammersklerits
skid	dorsaler Ast des Genitalkammersklerits
skiv	ventraler Ast des Genitalkammersklerits
sl	Aedeagus-Stützlamelle
sp	Skleritspange an der lateralen Basis des Drüsenkegels
spl6—spl7	pleurale Skleritstreifen der Segmente 6—7 und der jeweils folgenden Intersegmentalregion (♀)
spr	Proctigersternit (10. Abdominalsternit; ventrales Proctigersklerit bei *Wiedemannia*, zweites ventrales Proctigersklerit bei *Empis*, Ulrich 1972)
st	Skleritsteg
str1	erster Skleritstrang des Hypandriums
str2	zweiter Skleritstrang des Hypandriums
t5—t8	Abdominaltergite 5—8 (♂), Abdominaltergite 5—7 einschließlich der nachfolgenden intersegmentalen Skleritstreifenpaare (♀)
v	Vesica
vm	Vesicamembran
vsk	Vesicasklerit
vs	Scheidewand der Vesica
1—9	Muskeln

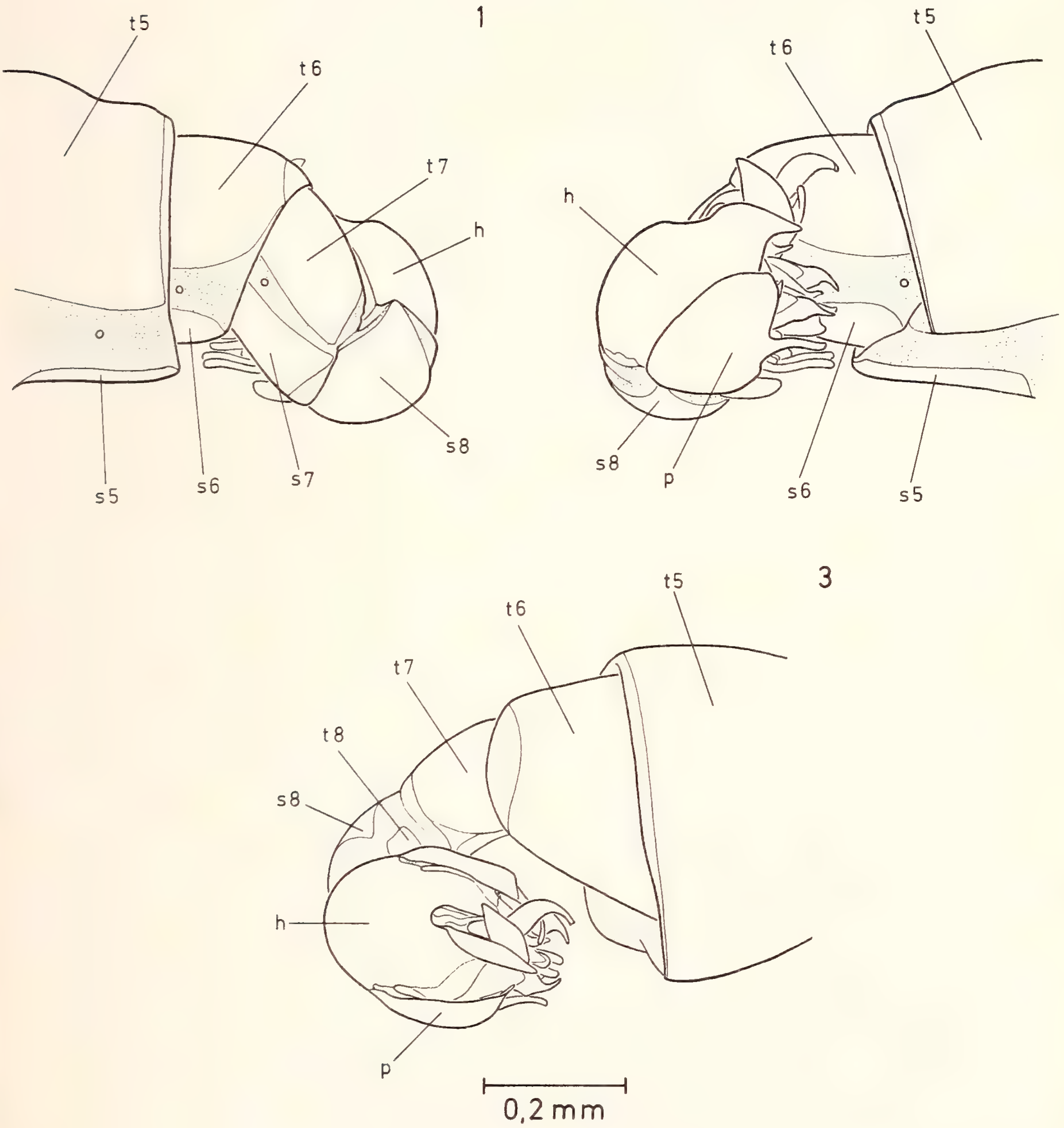
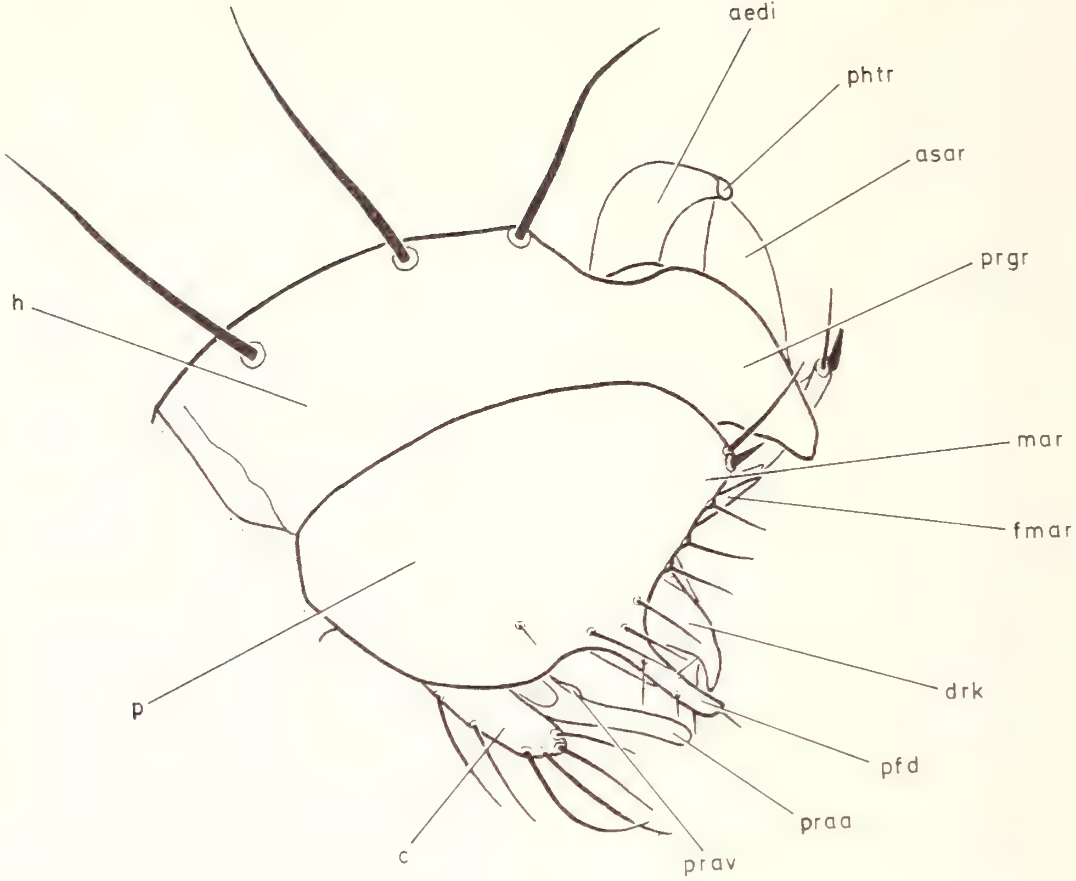
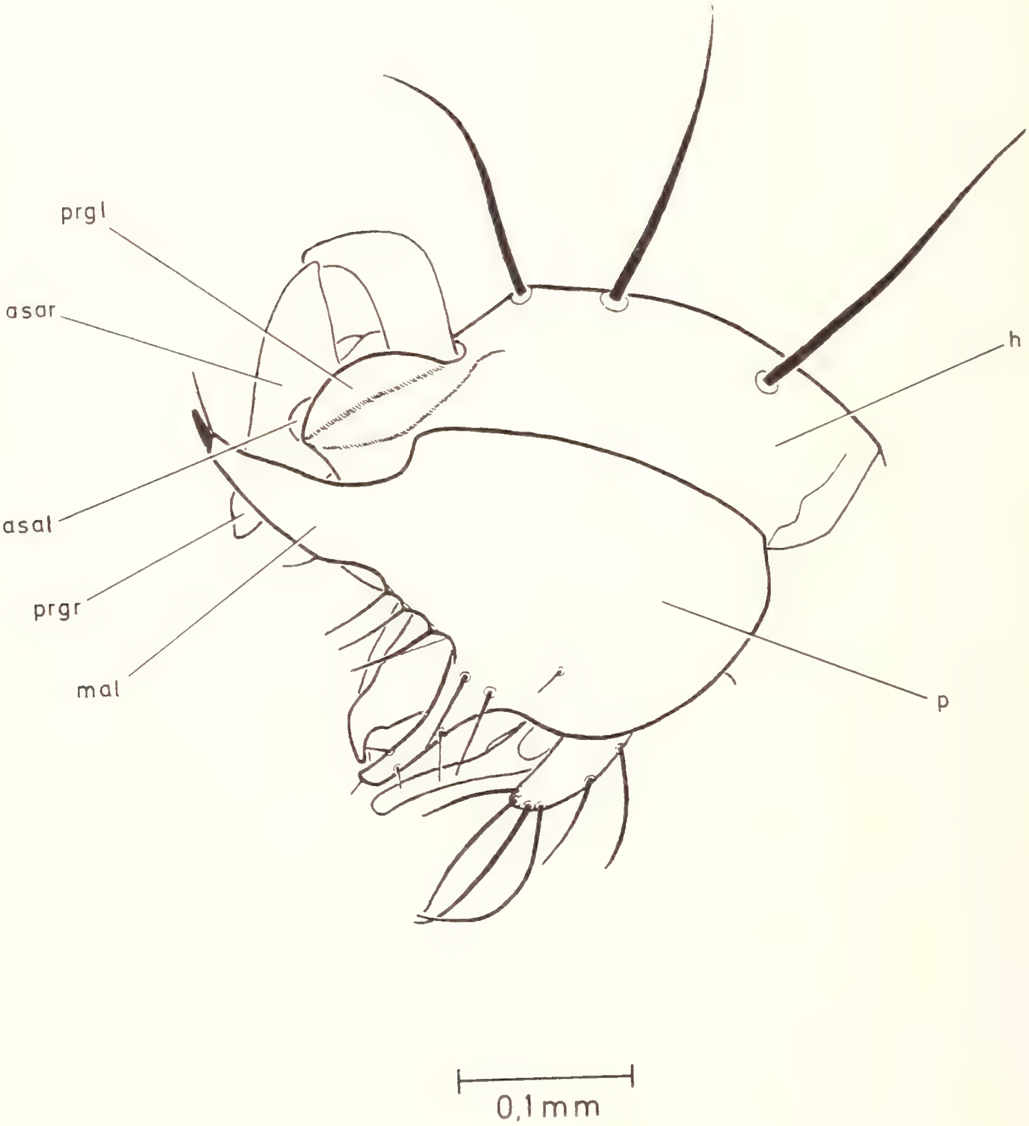

1
t5
t6
t7
h
s8
s5
s6
s7
2
t5
t6
h
s8
p
s6
s5
3
t5
t6
t7
t8
s8
h
p
0,2 mm

Abb. 1—3: Form A, 5. Abdominalsegment und Postabdomen von links (1), rechts (2) und dorsal (3). Übersichtszeichnungen nach einem Mazerationspräparat. Die Lage der Segmente zueinander entspricht annähernd der Ruhestellung, das Hypopygium ist aber etwas vom 8. Segment abgebogen.

4


aedi
phtr
asar
prgr
h
mar
fmar
p
drk
pfd
praa
c
prav

5


prgl
asar
h
asal
prgr
mal
p
0,1mm

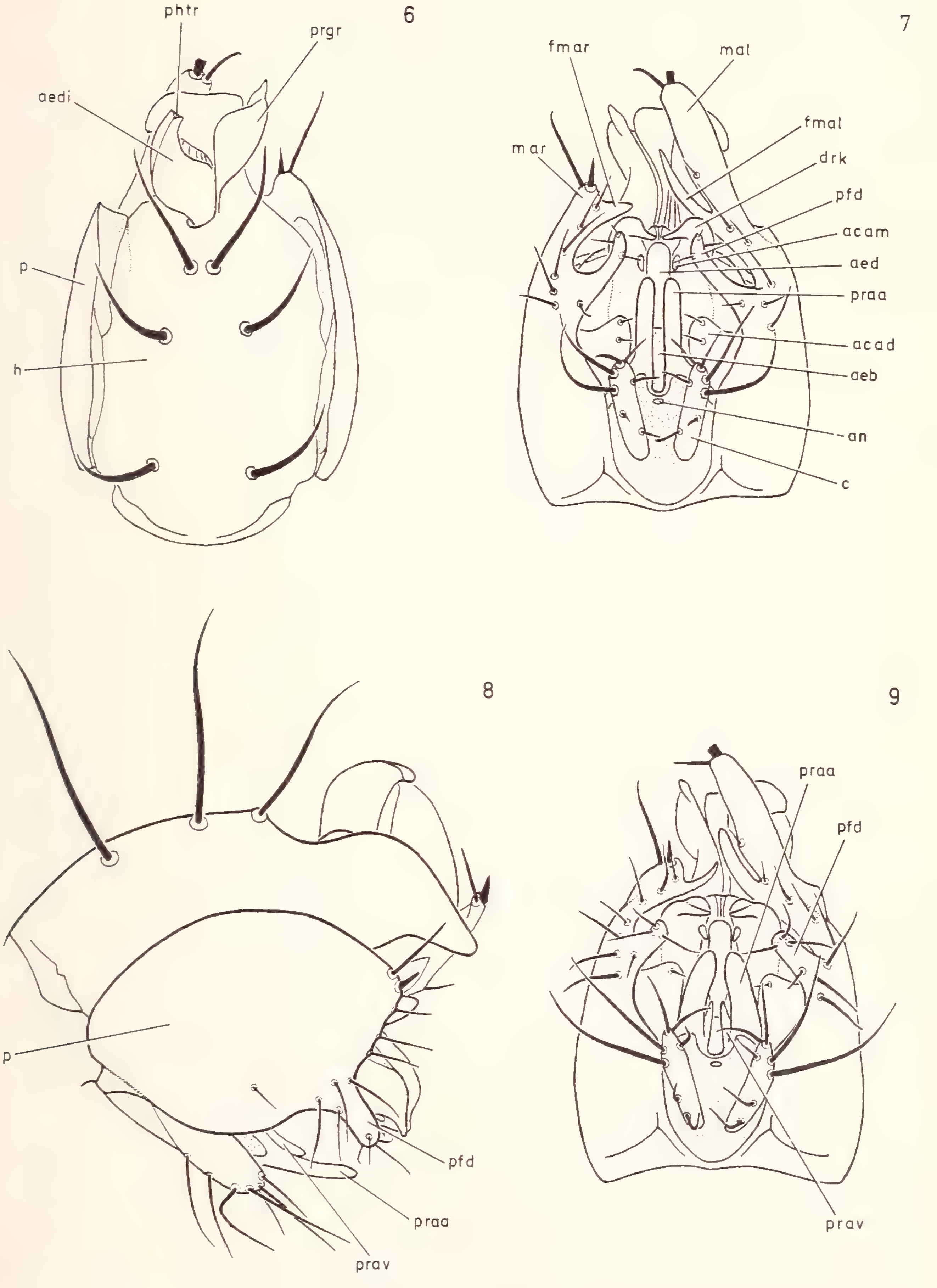

6
phtr
prgr
aedi
p
h
7
fmar
mal
fmal
mar
drk
pfd
acam
aed
praa
acad
aeb
an
c
8
p
pfd
praa
prav
9
praa
pfd
prav

Abb. 4—9: Hypopygium in Außenansicht mit Makrochaeten. Form A von rechts (4), links (5), ventral (6) und dorsal (7); Form B von rechts (8) und dorsal (9). Der Maßstab gilt für die Abbildungen 4—31.

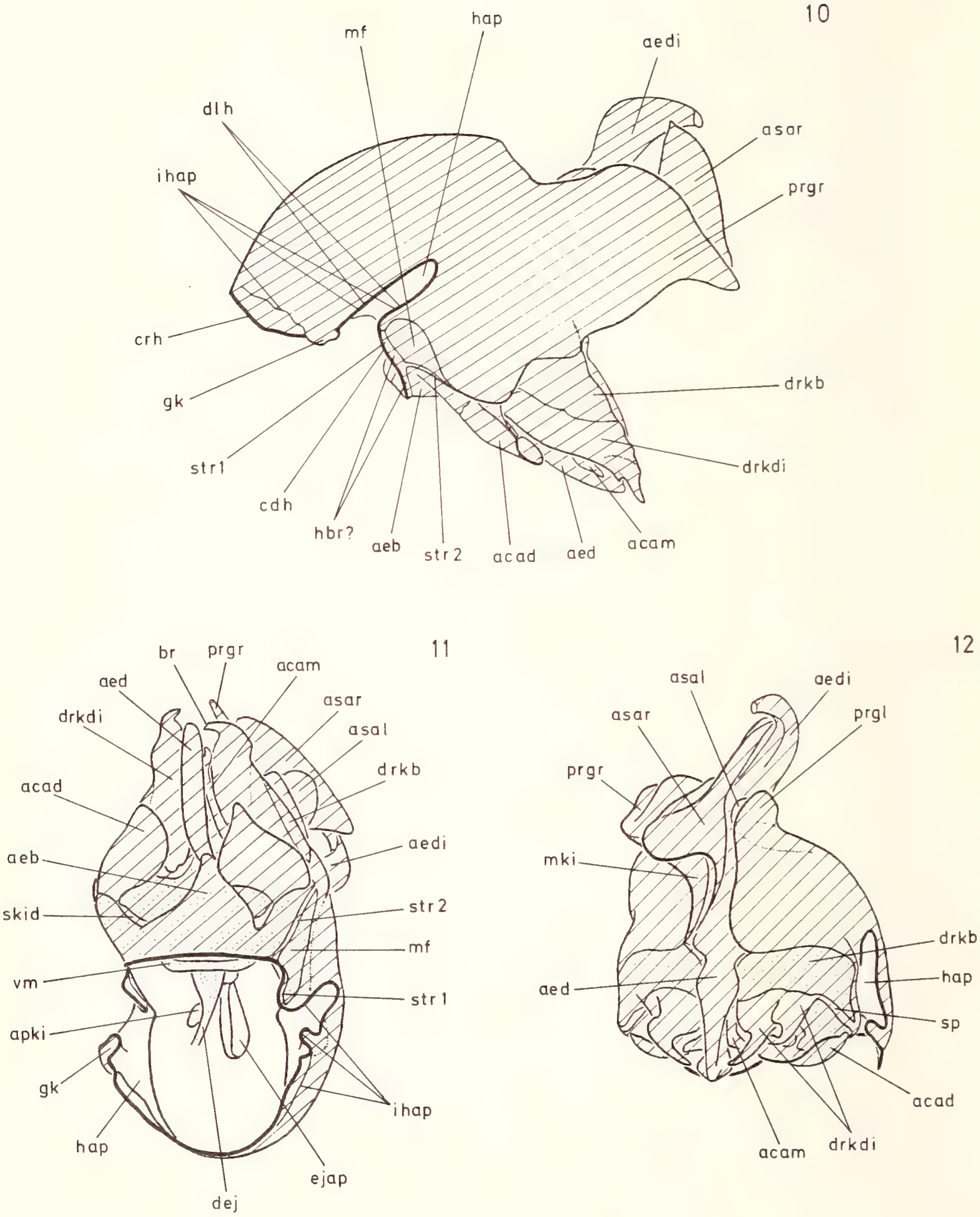
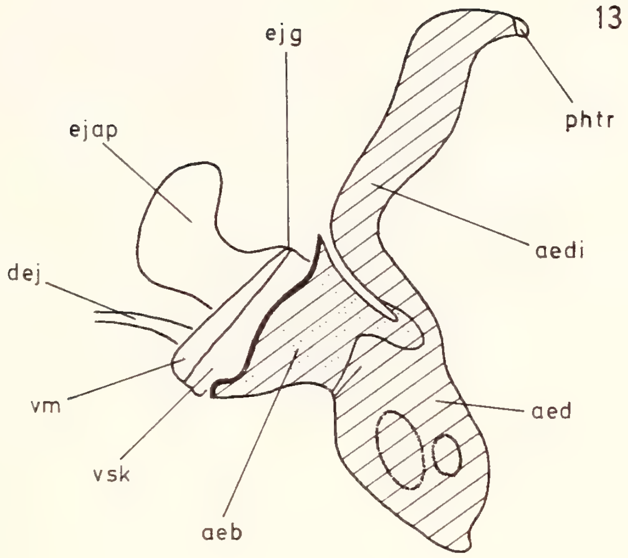

10
mf
hap
aedi
dlh
asar
ihap
prgr
crh
gk
drkb
str1
drkdi
cdh
hbr?
aeb
str 2
acad
aed
acam
11
br
prgr
acam
aed
asar
drkdi
asal
acad
drkb
aedi
aeb
str 2
skid
mf
vm
str 1
apki
gk
ihap
hap
ejap
dej
12
asal
aedi
asar
prgl
prgr
mki
drkb
aed
hap
sp
acad
acam
drkdi

Abb. 10—12: Form A, Hypandrium mit Phallusapparat, Ansichten von rechts (10, Orientierung wie Abb. 4 und Abb. 16—22), links dorsolateral (11) und links posterolateral (12).


13
ejg
ejap
phtr
aedi
dej
vm
vsk
aeb
aed

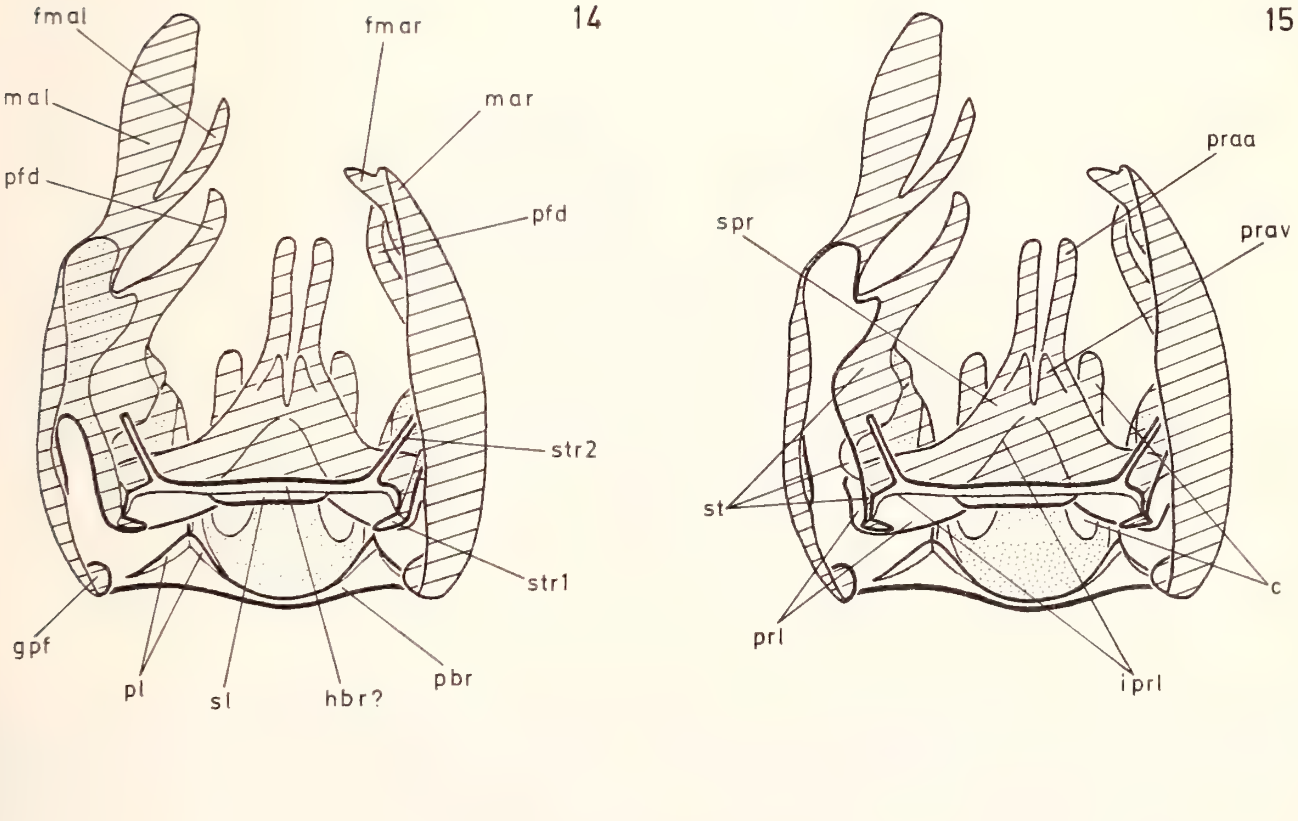
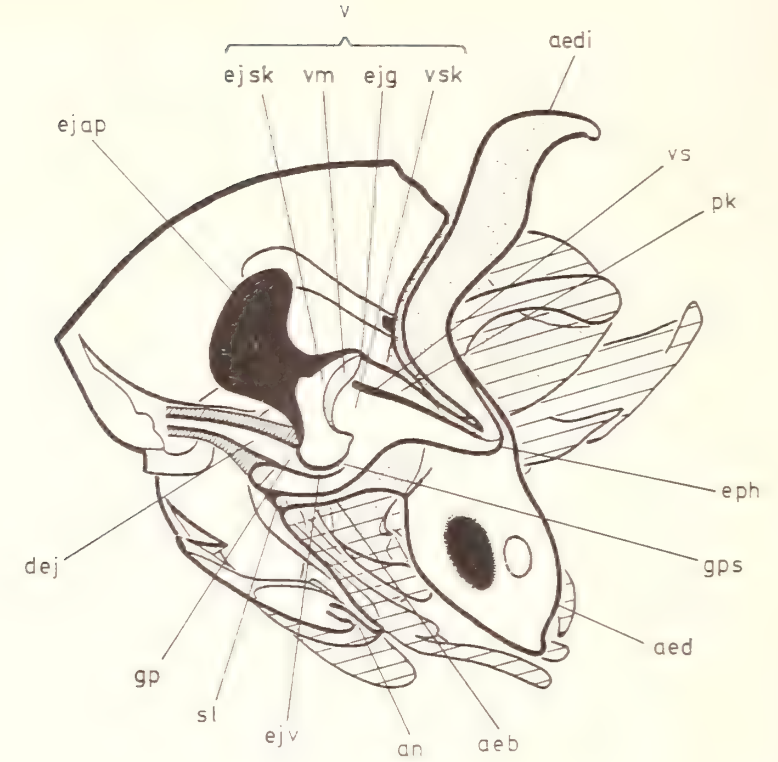

14
fmal
mal
pfd
fmar
mar
pfd
str2
str1
gpf
pl
sl
hbr?
pbr
15
praa
prav
spr
st
prl
iprl
c

Abb. 13: Form A, Phallusapparat von rechts.

Abb. 14—15: Form A, Periandrium und Proctiger mit angrenzenden sklerotisierten Teilen (Aedeagus-Stützlamelle, ? Hypandriumbrücke, Skleritstränge) von rechts anteroventral. In Abb. 15 ist die ventrale der beiden medialen Membranflächen jeder Periandriumhälfte herausgeschnitten.

16


v
ejsk
vm
ejg
vsk
aedi
ejap
vs
pk
eph
gps
aed
dej
gp
sl
ejv
an
aeb

17

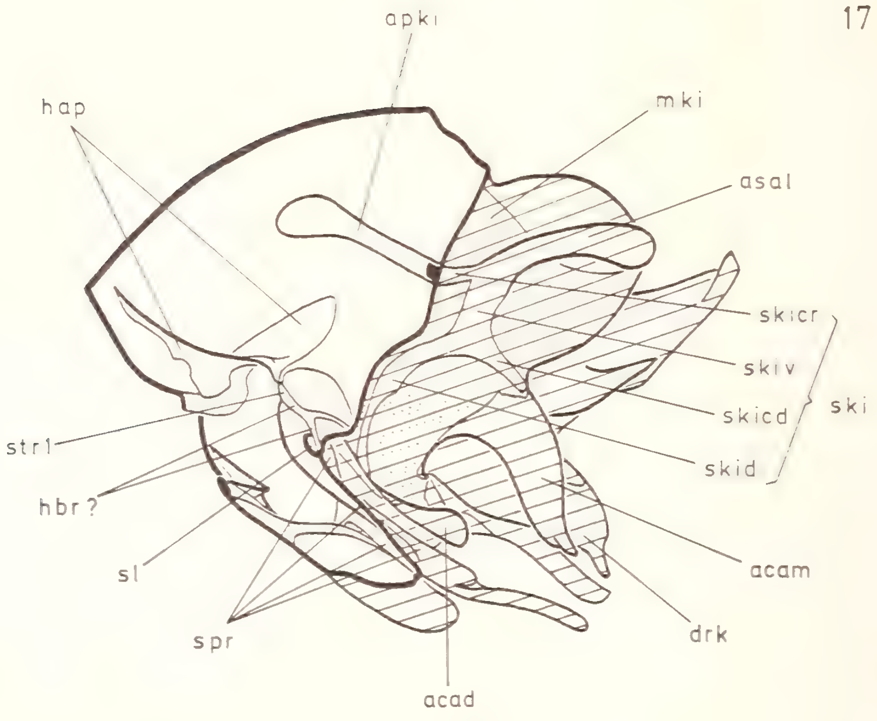
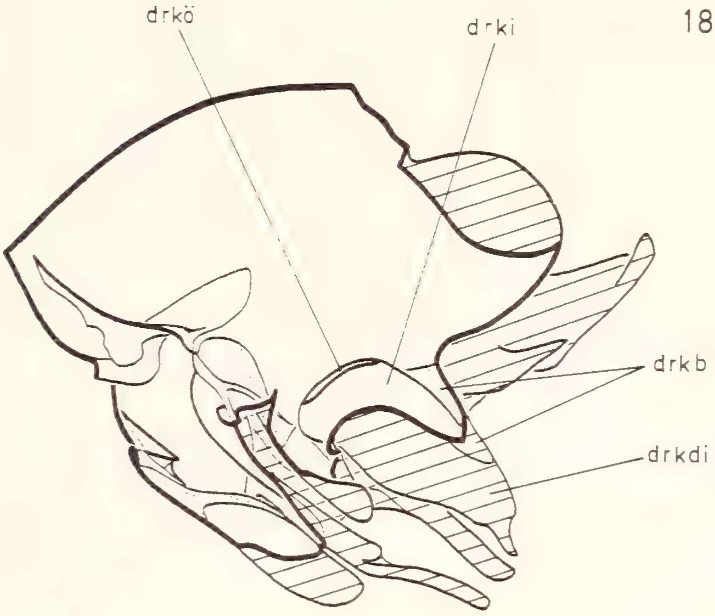
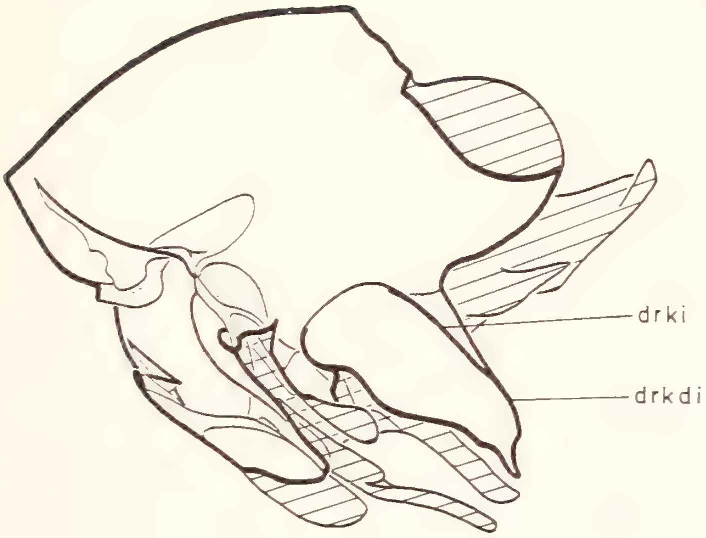

apki
hap
mki
asal
skicr
skiv
skicd
ski
skid
str1
hbr?
sl
acam
drk
spr
acad

Abb. 16—22: Form A, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht bei fortschreitender Sektion, Skelett; Abb. 16 mit Epithel des Ductus ejaculatorius (eng schraffiert). — 16: Hypopygium durch Medianschnitt halbiert. — 17: Phallusapparat herausgeschnitten, Schnittführung an der Basis des Aedeagus wie in Abb. 13. — 18: Membran der inneren Genitalkammer mit eingelagertem Genitalkammersklerit und dessen Derivaten (Apodem, asymmetrischer Anhang) entfernt einschließlich der medioventralen Basis des dorsalen akzessorischen Anhangs; medialer akzessorischer Anhang am Grund der Falte, die ihn vom Drüsenkegel trennt, herausgeschnitten. — 19: Drüsenkegel längs aufgeschnitten. — 20: Zusätzlich entfernt: Reste des Drüsenkegels und des dorsalen akzessorischen Anhangs einschließlich der angrenzenden Membranflächen, medianer Teil der Hypandriumbrücke (?) mit Aedeagus-Stützlamelle, Gelenkmembran Hypandrium/Periandrium.

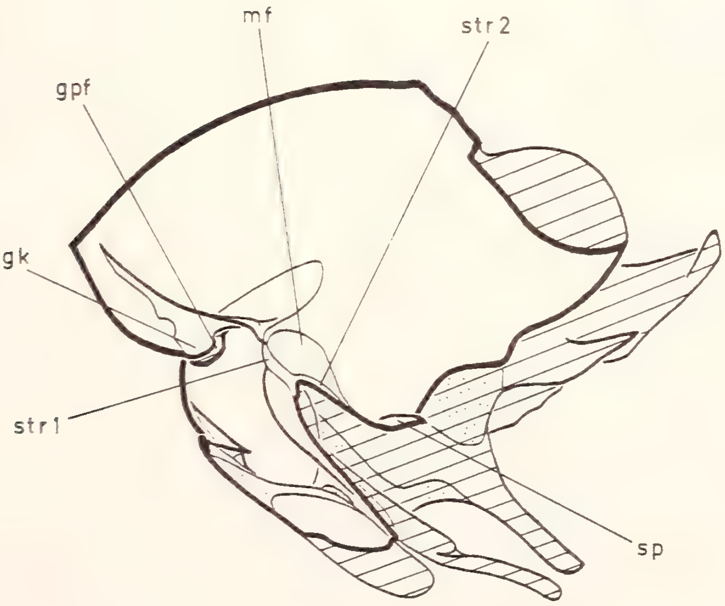
18

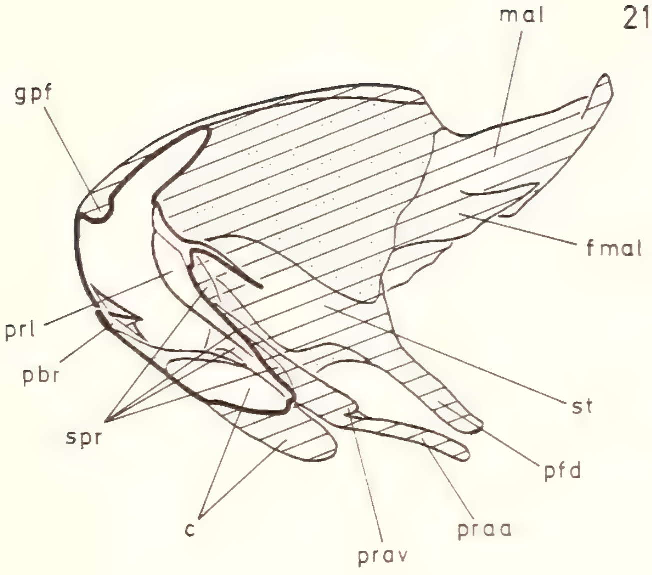

drkö
drki
drkb
drkdi

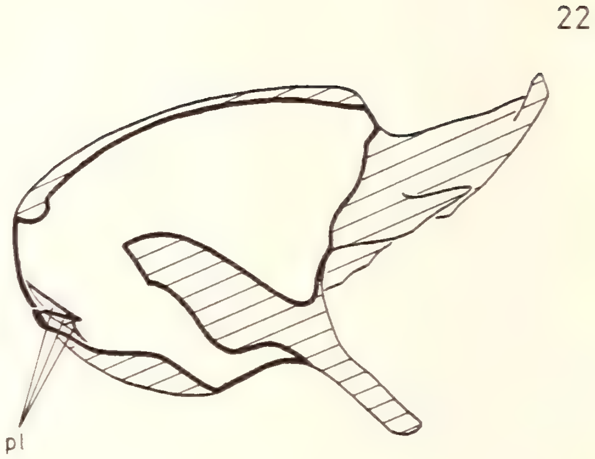
19

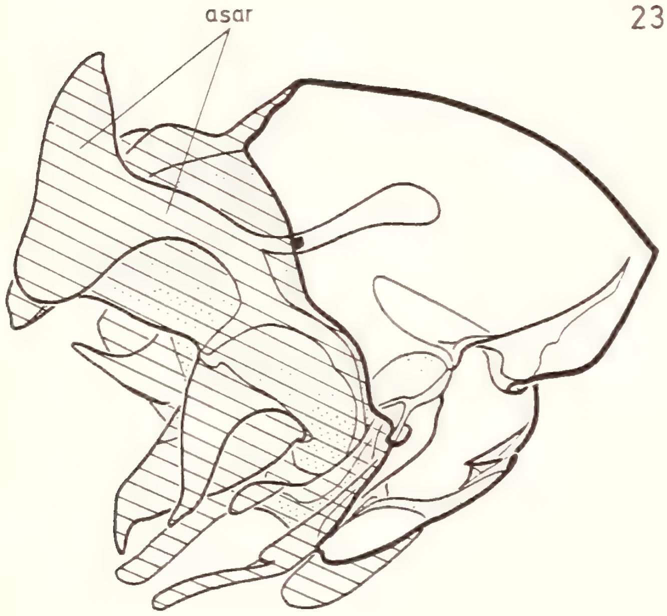


20


mf
str 2
gpf
gk
str 1
sp


mal
21
gpf
fmal
prl
pbr
spr
st
pfd
c
praa
prav





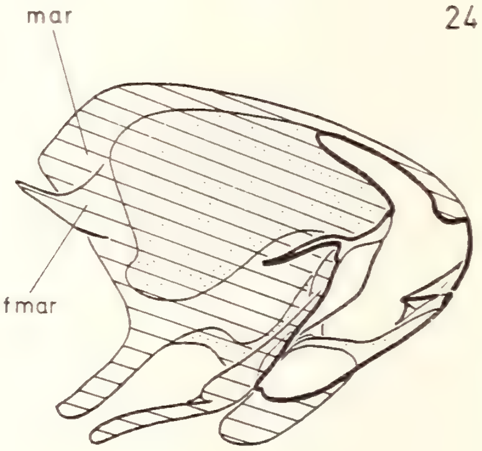
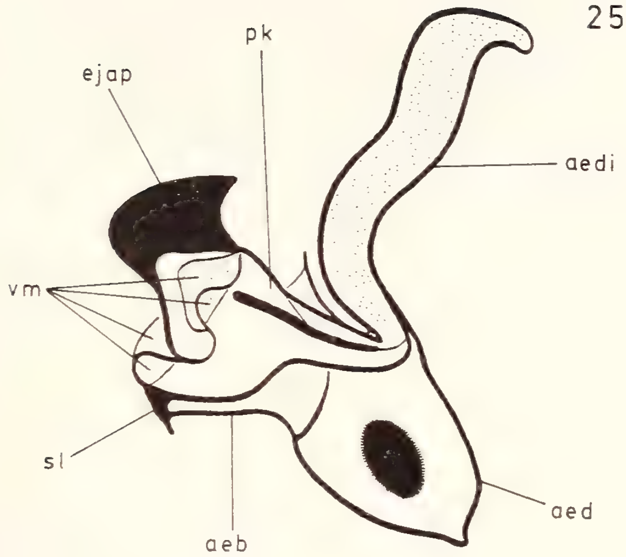


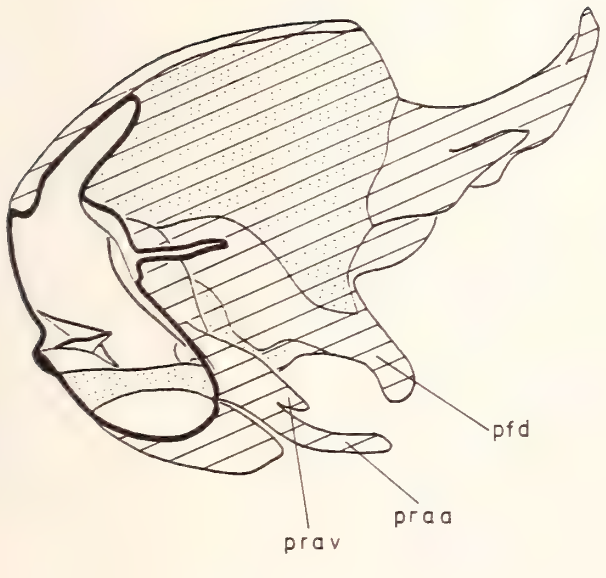
Abb. 16—22 (Fortsetzung). — 21: Linke Hälfte von Periandrium und Proctiger, nach Abtragung der restlichen Teile des Hypandriums mit Ausnahme der Skleritstränge und eines Teils des medial anschließenden Skleritstreifens (Hypandriumbrücke?). — 22: Proctiger und sämtliche Membranen entfernt.

Abb. 23—24: Form A, rechter Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett. — 23: Rechtes Gegenstück zu Abb. 17 bei spiegelbildlich entsprechender Schnittführung. — 24: Rechte Hälfte von Periandrium und Proctiger, Gegenstück zu Abb. 21.

25


pk
ejap
aedi
vm
sl
aeb
aed

26


pfd
praa
prav

27

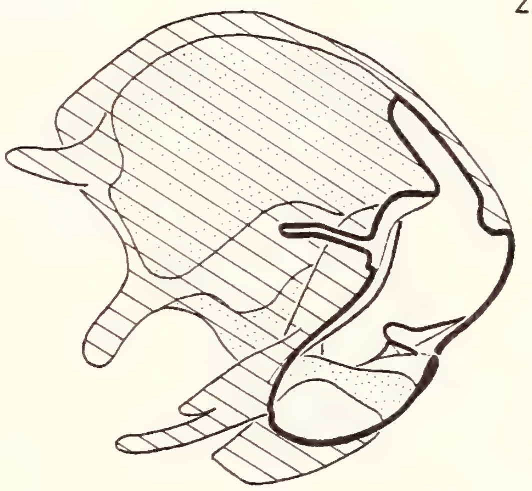


Abb. 25: Form B, linke Hälfte des Phallusapparats. Der Ductus ejaculatorius ist durch Schnittführung links von seiner Einmündung entfernt. Im übrigen vgl. Abb. 16 (Form A).

Abb. 26—27: Form B, linke und rechte Hälfte von Periandrium und Proctiger, entsprechend Abb. 21 und 24.

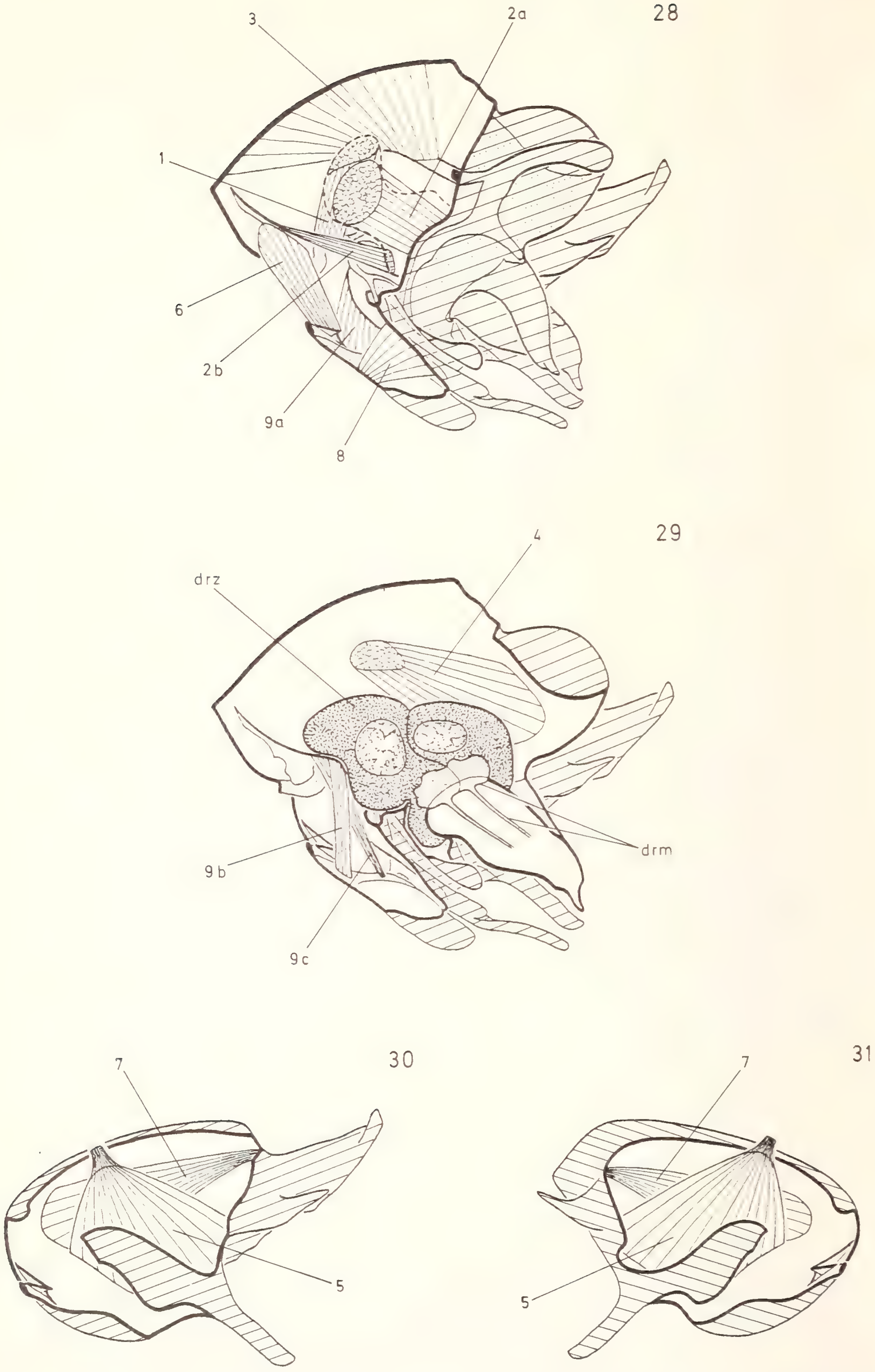
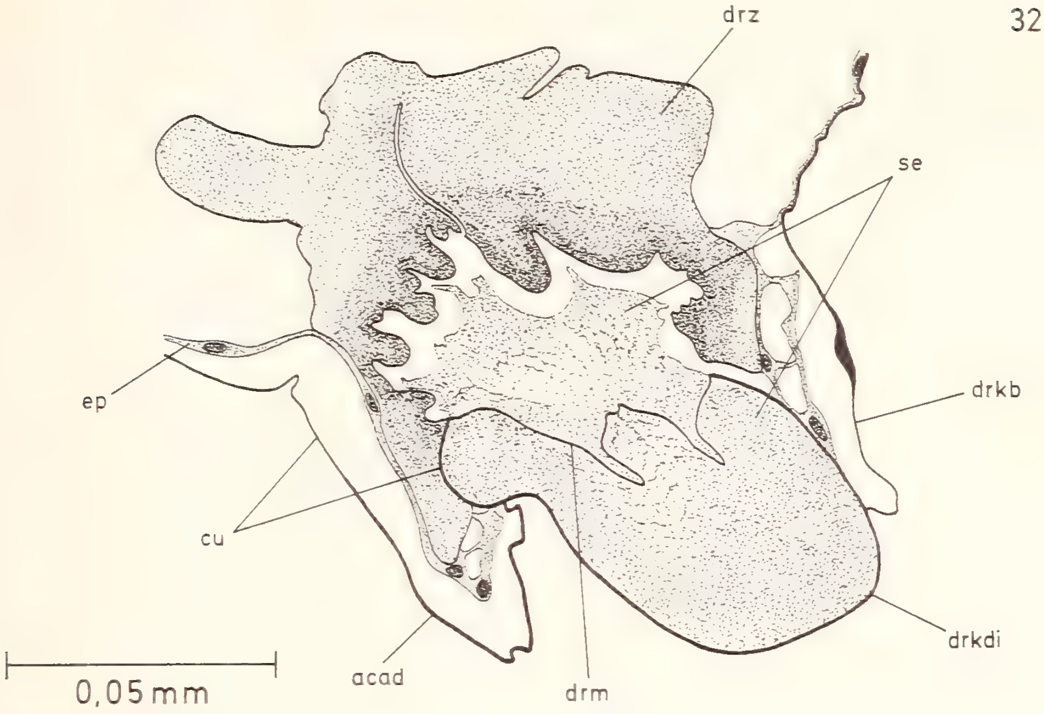
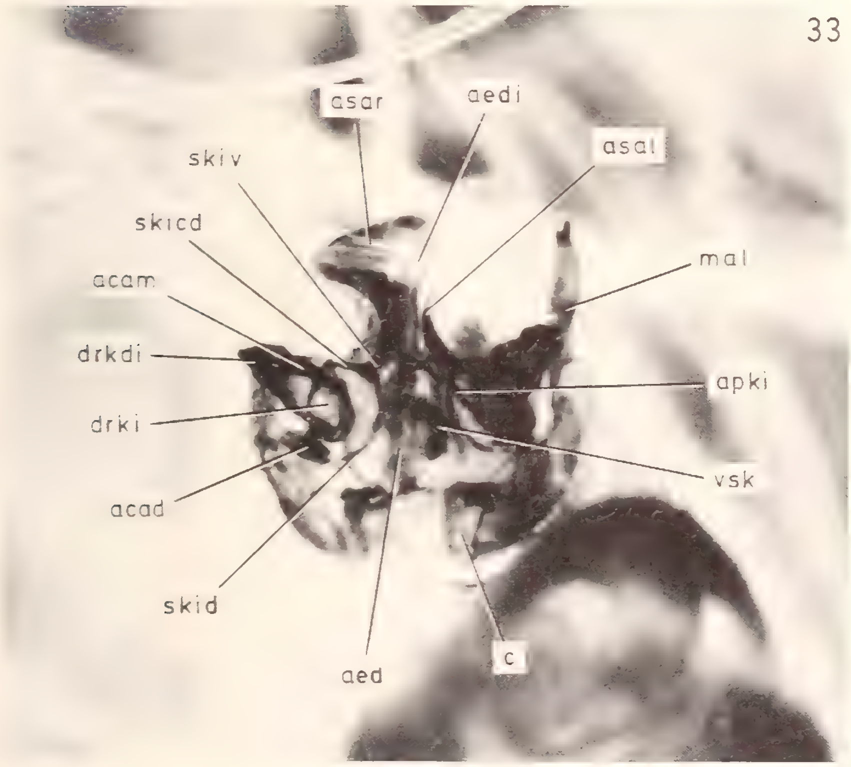

28
3
2a
1
6
2b
9a
8
29
4
drz
drm
9b
9c
30
7
5
31
7
5

Abb. 28—31: Form A, Muskulatur des Hypopygiums und Drüsenzellen. Zum Skelett vgl. Abb. 16—24.

32


drz
se
ep
drkb
cu
drkdi
0,05 mm
acad
drm

33


asar
aedi
asal
skiv
skicd
acam
mal
drkdi
apki
drki
vsk
acad
skid
aed
c

34

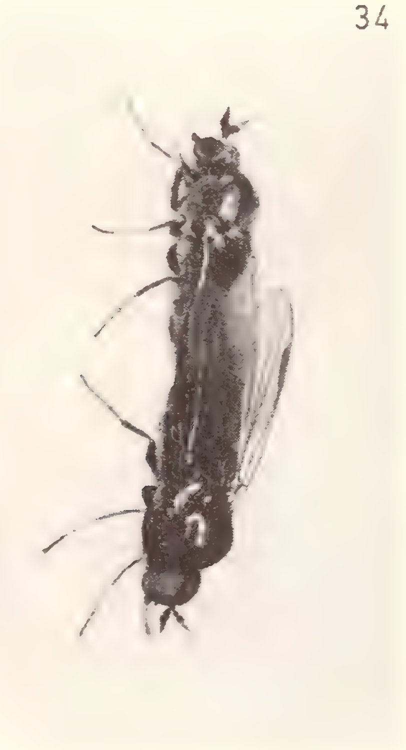
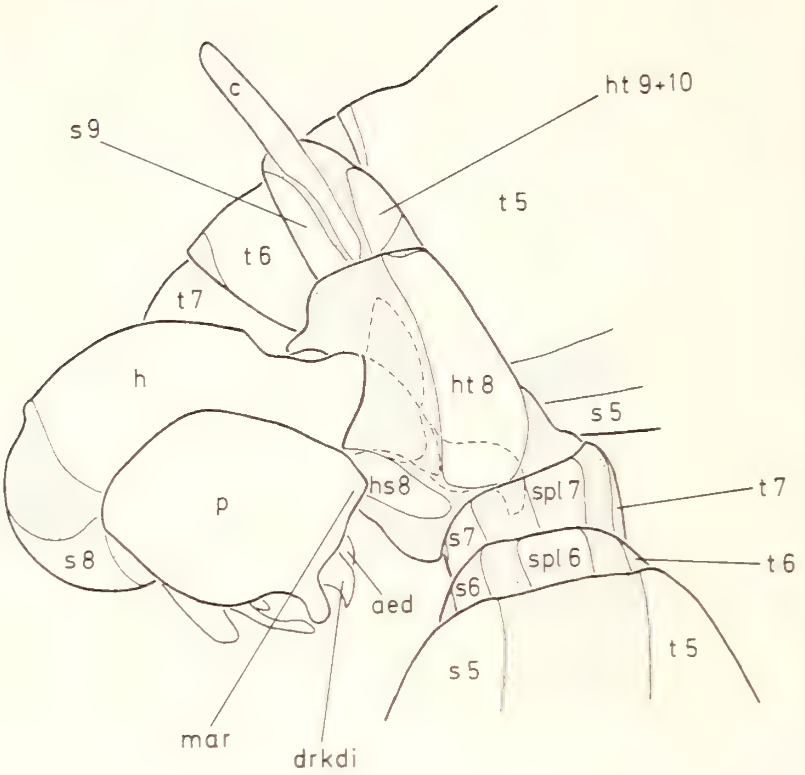


Abb. 32: Form A, Histologie des rechten Drüsenkegels und des zugehörigen dorsalen akzessorischen Anhangs, Sagittalschnitt (Orientierung wie Abb. 29), Azan. Fortgeschrittenes Sekretionsstadium mit Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche und Schichtung des Cytoplasmas unter Umfärbung (basal orange, distal rot bis violett) und Vakuolisierung der distalen Zone, basales Plasma verdichtet, Kerne aufgelöst. Sekret, Cuticula und Membran drm blau.

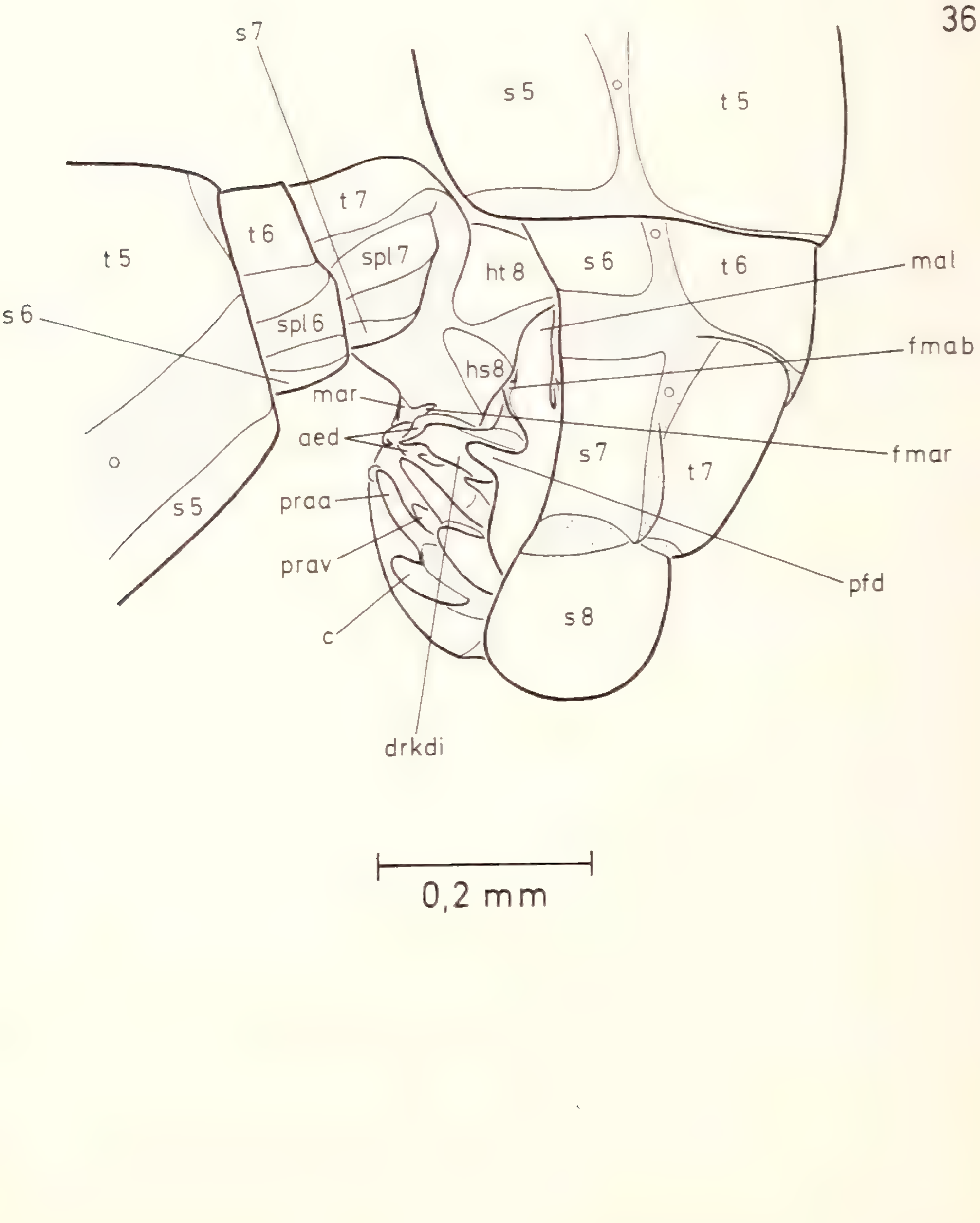
Abb. 33: Form A, Hypopygium, durch erhöhten Binnendruck verformt, in Caudalansicht. Fotoaufnahme im Dunkelfeld, 85x.

Abb. 34: Paar in Kopula auf einer senkrechten Fläche (Hauswand), langsam in Richtung des Weibchens (oben) vorwärts laufend, 8x.

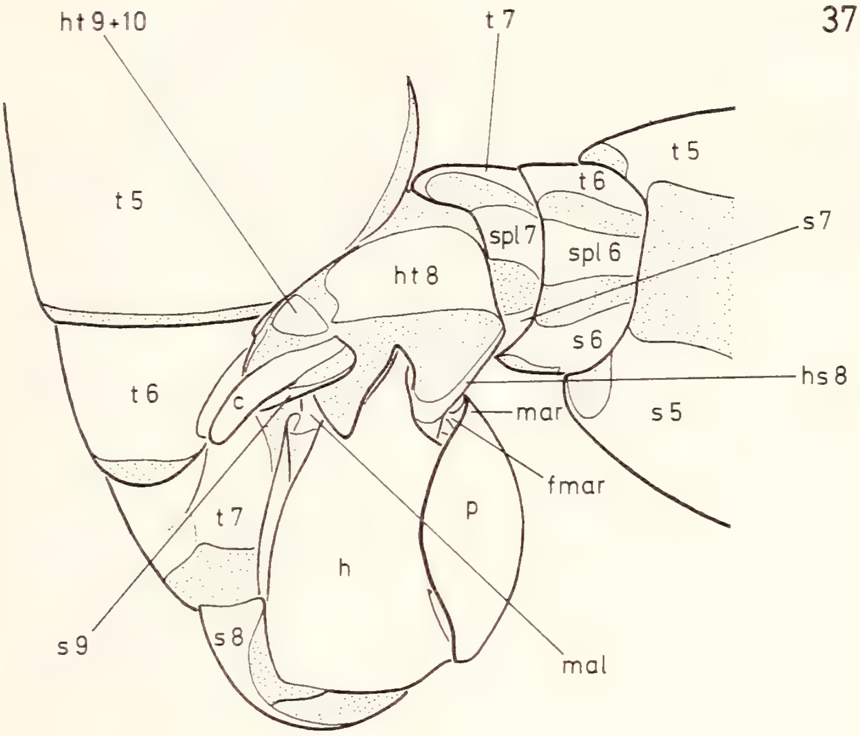
35


c
s 9
ht 9+10
t 5
t 6
t 7
h
ht 8
s 5
hs 8
spl 7
t 7
p
s 7
spl 6
t 6
s 8
s6
aed
s 5
t 5
mar
drkdi

36


s 7
s 5
t 5
t 7
t 5
t 6
spl 7
ht 8
s 6
t 6
mal
s 6
spl 6
hs 8
fmab
mar
aed
fmar
s 7
t 7
praa
s 5
prav
pfd
s 8
c
drkdi
0,2 mm

37


ht 9+10
t 7
t 5
t 5
t 6
s 7
spl 7
spl 6
ht 8
s 6
hs 8
t 6
c
mar
s 5
fmar
t 7
p
h
s 9
s 8
mal

38

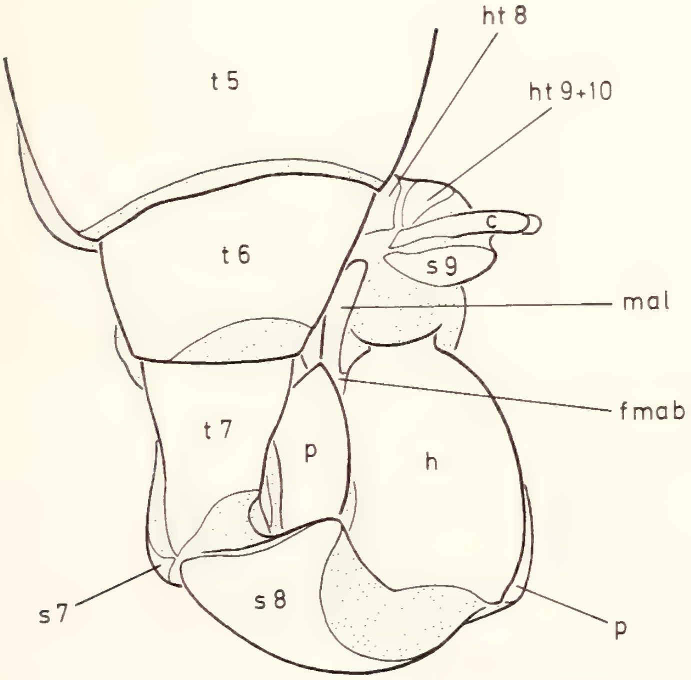

ht 8
t 5
ht 9+10
c
t 6
s 9
mal
fmab
t 7
p
h
s 7
s 8
p

Abb. 35—38: Form B, Postabdomina eines Paares in Kopula. Ansicht des Hypopygiums von rechts lateral (35), links dorsolateral (36), rechts (37) und links (38) ventrolateral, des weiblichen Postabdomens von rechts (35, 37) und von links (36, 38). Die Lage des Aedeagus, des rechten Praegonits und des rechten asymmetrischen Anhangs im Genitaltrakt des Weibchens ist in Abb. 35 durch unterbrochene Linien angedeutet.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 221—228	Bonn, August 1988

Morphological characterization of *Vipera wagneri* Nilson & Andrén, 1984 (Reptilia: Viperidae), with first description of the males

Ulrich Joger, Alexandre Teynié & Dieter Fuchs

Abstract. *Vipera wagneri* Nilson & Andrén, 1984, hitherto known only from one ♀ of uncertain locality, is morphologically characterized and compared to related species on the basis of one additional ♀ and five ♂ from north-eastern Turkey. The status of *V. wagneri* as a distinct species within the *V. xanthina* complex is confirmed. Sexual dimorphism and live colouration are described for the first time.

Key words. *Vipera wagneri*, Viperidae, Turkey, taxonomy.

Introduction

Vipera wagneri Nilson & Andrén, 1984, was described on the basis of a single ♀ of which the exact locality was not known. It had been collected in 1846 by Moritz Wagner during an expedition near the "Armenian-Persian border" of that time.

The specimen, now the holotype of *V. wagneri* (ZFMK 23495), had been formerly referred to *Vipera aspis ocellata* (Berthold, in Wagner 1850), *V. xanthina* (Strauch 1869) and *V. raddei* (Boulenger 1896, Nikolskij 1905 and later authors). Nilson & Andrén (1984) recognized its marked differences from the above named species. They regarded *V. wagneri* as a distinct species of the *V. xanthina* group within the *V. xanthina* complex (which is composed of the *V. xanthina* and *V. raddei* groups). Nilson & Andrén established the Terra typica of *V. wagneri* as the "vicinity of Lake Urmia, province Azarbaijan, N. W. Iran", according to the original catalogue of the Zoological Museum Goettingen, where the specimen had been sent to by Moritz Wagner. As nearly 140 years had passed without any finding of additional specimens, it was uncertain whether the species still existed.

Meanwhile, further specimens of *V. wagneri* could be collected — not in Iran, but in northeastern Turkey. Already in May 1983, a ♂ viper was found in the Aras Valley near Karakourt, by K. Warncke, R. Gerstmeier, W. Schacht and M. Kühbander, during an entomological expedition of the Zoologische Staatssammlung München, where the specimen has been kept alive since. This specimen was recognized as *V. wagneri* in 1987. Its blood proteins (especially serum albumin) revealed considerable differences from *V. xanthina* which most probably is its closest living relative (Herrmann et al., 1987).

Teynié (1987) collected another four ♂ and one ♀ near a tributary of Aras River, to the east of the first mentioned locality. All our specimens are still alive except one ♂ which is deposited in the Musée national d'Histoire naturelle, Paris.

Table 1: Diagnostic scale counts of the known specimens of *Vipera wagneri.* ♀ 1: type specimen, Bonn; ♂ 1: Munich specimen; all other specimens collected by Teynié (1987). Data for other species from Nilson & Andrén (1986) (1st row: range; 2nd row in brackets: mean value).

	Vipera wagneri							*V. xanthina*		*V. bulgardaghica*		*V. bornmuelleri*		*V. raddei*	
	♀ 1	♀ 2	♂ 1	♂ 2	♂ 3	♂ 4	♂ 5	♀ (n = 36)	♂ (n = 25)	♀ (n = 1)	♂ (n = 2)	♀ (n = 17)	♂ (n = 13)	♀ (n = 40)	♂ (n = 45)
Dorsal scale rows at midbody	23	23	23	23	23	23	23	21–25 (23.4)		23		21–23		21–25 (23.1)	
Ventral scales	161+3 (163)	165+2	168+2	167+2	166+2 (166)	/	163+2	147–169 (157.1)	151–169 (160.0)	145	150–154	142–153 (147.8)	144–152 (148.4)	163–179 (161.9)	167–181 (174.3)
Subcaudal Scales	23/24 (24.3)	25/26	30/31	30/31	29/30 (30.1)	29/30	30/31	27–36 (30.5)	30–38 (33.3)	16	29–33	23–26 (25.6)	28–31 (29.3)	28–32 (29.9)	29–35 (31.9)
1st circumocular row of scales without supraoculars	14/15	13/13	12/12	13/13 (12.9)	13/13	12/12	12/13	11–14 (12.2)		9–11		11–15 (12.3)		12–18 (14.5)	

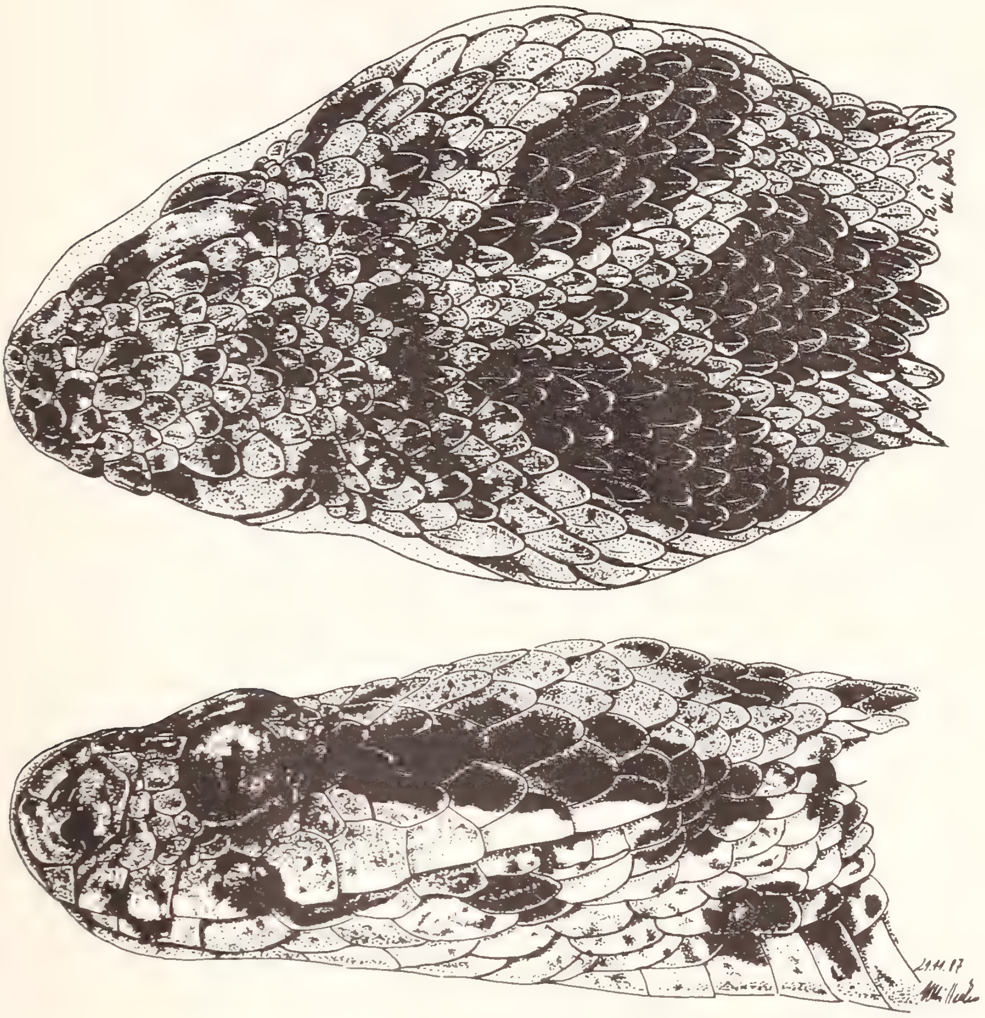


Fig. 1: Head of *Vipera wagneri*, ♂ 1 (Munich specimen). Drawing U. Heckes.

Diagnostic characters of *Vipera wagneri*

Pholidosis (see tab. 1). All specimens have 23 dorsal scale rows at midbody, a large supraocular plate and small, keeled head scales. This combination of characters, together with general habitus and body pattern (see below), is typical for members of the *Vipera xanthina* complex. None of the specimens has a complete circumocular ring of scales (derived character of the *raddei* group within the *V. xanthina* complex). The supraocular plates are in contact with the eyes. Thus, although ocurring within the geographical range of *V. raddei*, *V. wagneri* cannot be regarded as a close relative of *raddei*. Other differences from *raddei* are flat (non-erected) supraoculars, only one canthal (generally two in *raddei*), a generally lower number of ventral scales in ♂ *wagneri* and a lower number of subcaudal scales in ♀ *wagneri*.

Within the *xanthina* group, the mountain species *V. bulgardaghica* and *V. bornmuelleri* differ from both *V. xanthina* and *V. wagneri* in having a lower number of ventral scales, whereas the subcaudal counts of *V. wagneri* fall within the ranges of *V. bornmuelleri* and *V. bulgardaghica*. The autapomorphic characters of those mountain vipers (tendency towards reduction of dorsal scale rows and of dorsal pattern

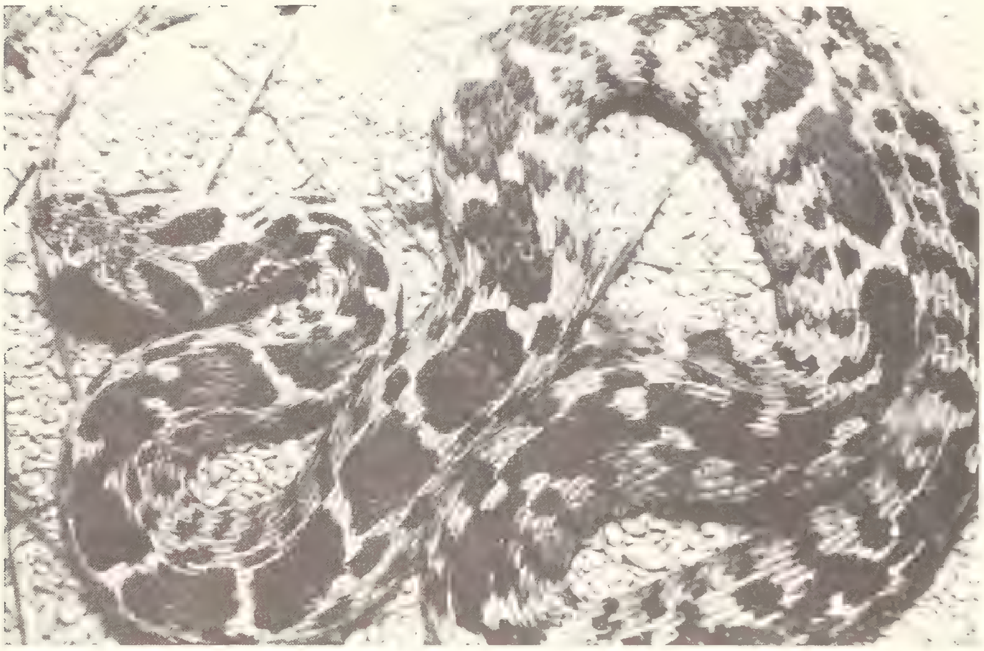


Fig. 2: *Vipera wagneri*, ♂ 1 from Karakourt area, NE Turkey. Photo Fuchs.

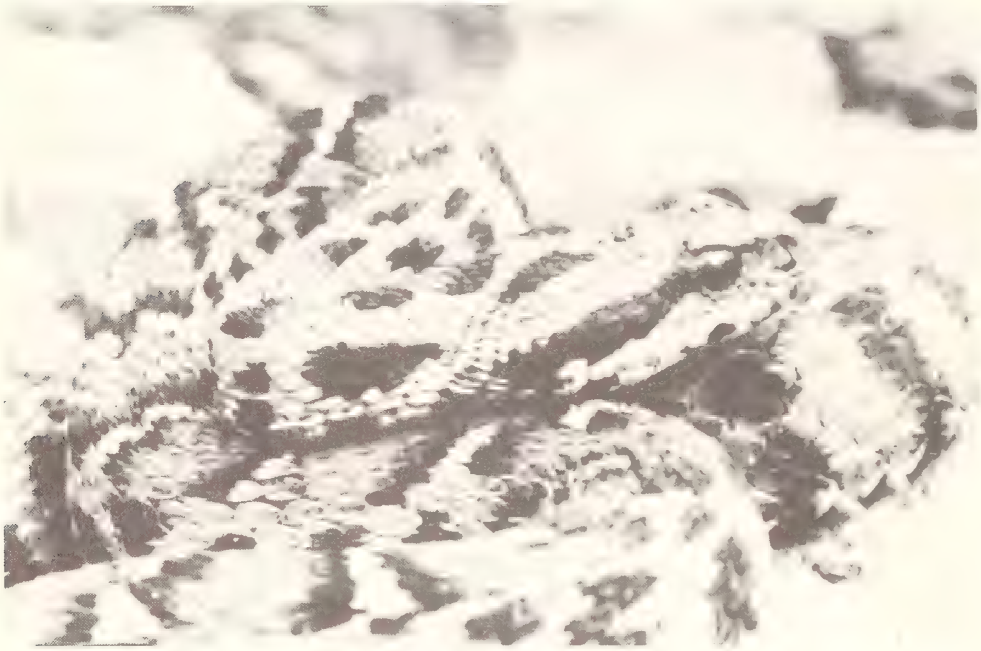


Fig. 3: *Vipera wagneri*, Portrait of a ♂ from Kagizman area, NE Turkey. Photo Teynié.

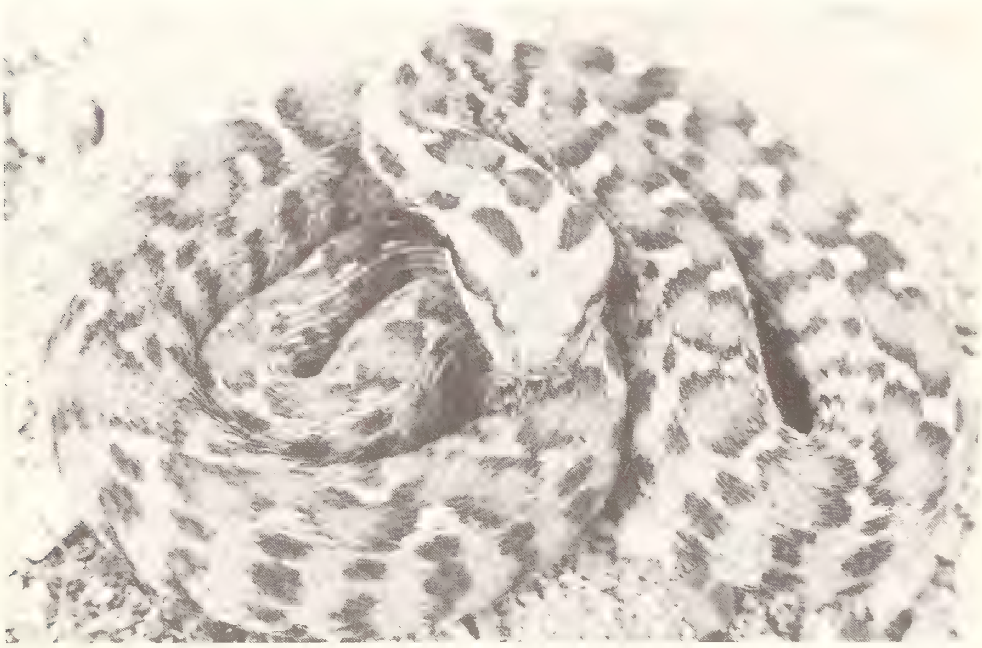


Fig. 4: *Vipera wagneri*, ♀ from Kagizman area, NE Turkey.
Photo Teynié.

in *V. bornmuelleri*, reduced number of subocular and circumocular scales in *V. bulgardaghica*) are not shared by *V. wagneri*.

No doubt *V. wagneri* is morphologically closest to *V. xanthina*. It differs from *V. xanthina* in having a higher average ventral count but markedly lower subcaudal counts in both sexes (more clearly different in ♀). Relative tail length (in percent of total length) is 8.2 in ♂ 1 and 7.2 in ♀ 1 — much less than in *xanthina* where it ranges between 9 and 10 (Nilson & Andrén 1986). Other differences are number of supralabials, which is 9 in the known specimens of *V. wagneri* and 10 in the majority of *V. xanthina*, and number of scales around the eye (1st circumoculars), which is slightly higher in *wagneri*.

The number of interocular scales (6 to 7 in a straight line between the supraoculars) is within the ranges of *xanthina* (5—8) and *raddei* (6—9). Details of the head scalation of a male *Vipera wagneri* can be seen in fig. 1.

Size. *V. wagneri* is intermediate in size between *V. xanthina* and *V. bornmuelleri*, the largest known specimen (a ♂) attaining about 70 cm.

Sexual dimorphism. ♂ have longer tails and a higher subcaudal count than ♀ (tab. 1). There is a slight difference in colour between sexes (see below).

Colour and pattern in life

The basic colour of ♂ is grey, of ♀ light brown. Both sexes share the same pattern of brown spots which are distinctly darker in ♂. Those spots are rather small and regularly arranged on the body side, forming transverse rows as in some ♀ *V. xanthina*. On both sides of the vertebral line, there are larger ochre or light orange-brown patches bordered by broad dark markings anteriorly and posteriorly, which gives the aspect of an "ocellated" pattern (figs. 2 to 4). Patches from both sides may melt with each other forming a pattern similar to ♀ *V. bornmuelleri* from Mt. Liban (Nilson & Andrén 1986, fig. 5D). Caudally, two light dorsolateral stripes appear bordering the area occupied by the large patches.

The head pattern is *xanthina*-like with two dark elongate patches in the parietal region which converge anteriorly and may be united posteriorly by a transverse bar. These patches are preceded by two small round dots (which may be absent). Indistinct dark spots are frequently present on the forehead (fig. 5). There is a dark brown stripe from the eye to behind the mouth angle.

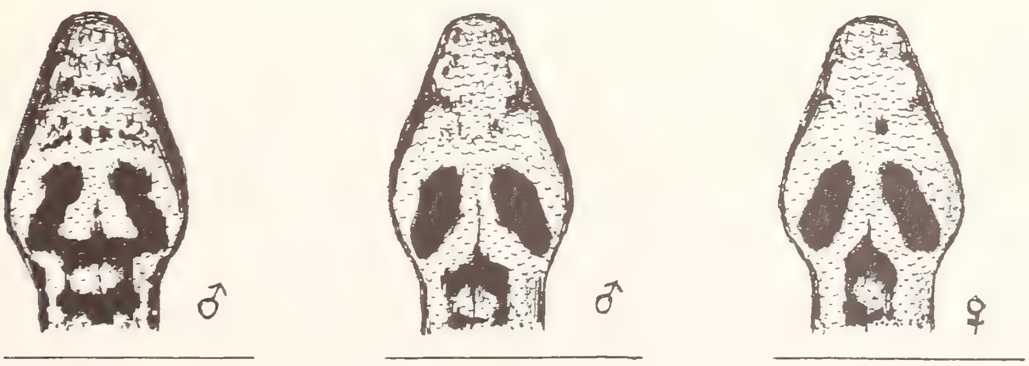


Fig. 5: Variations in head pattern of *Vipera wagneri*. Drawing Teynié.

Distribution and ecology

There are now two localities known to us in the Aras Valley and its tributaries in the Karakourt-Kagizman area of northeastern Turkey. We do not indicate the exact localities to protect this rare species from snake collectors. It remains uncertain whether the species actually occurs in northwestern Iran as stated by Nilson & Andrén (1984).

The habitat of *V. wagneri* consists of rocky slopes and pediments with scarce vegetation (grassy pastures nearby) at an altitude of 1,200 m to 2,000 m, not far from water (figs. 6 and 7). The accompanying herpetocoenosis contains *Coluber ravergieri, Natrix natrix, N. tessellata, Eirensis modestus* and *Lacerta media.*

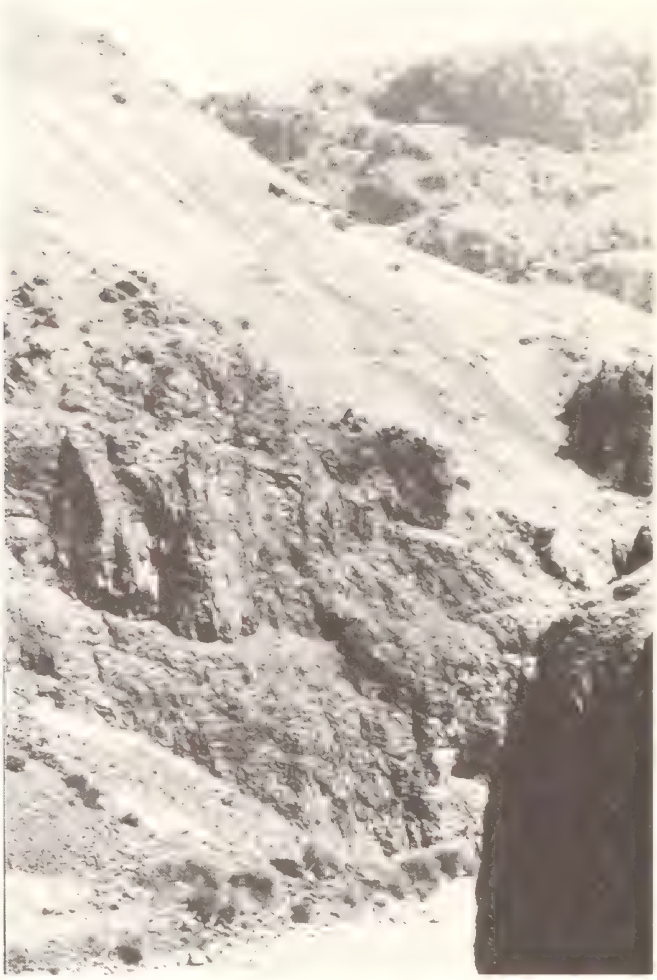


Fig. 6: Habitat of *V. wagneri*, Aras valley E of Karakourt, NE Turkey. Photo Warncke.

Evolutionary position

V. wagneri is clearly a separate species as evidenced by its distinct morphology and by the considerable immunological distance of its serum albumin from that of *V. xanthina* (Herrmann et al. 1987). There is also a difference in venom composition (SDS electrophoresis) between *V. wagneri* and both *V. xanthina* and *V. raddei* (Teynié, unpublished). However, according to the immunological data, *V. wagneri* is the nearest living relative of *V. xanthina* (perhaps except *V. bulgardaghica*, which has not been studied).

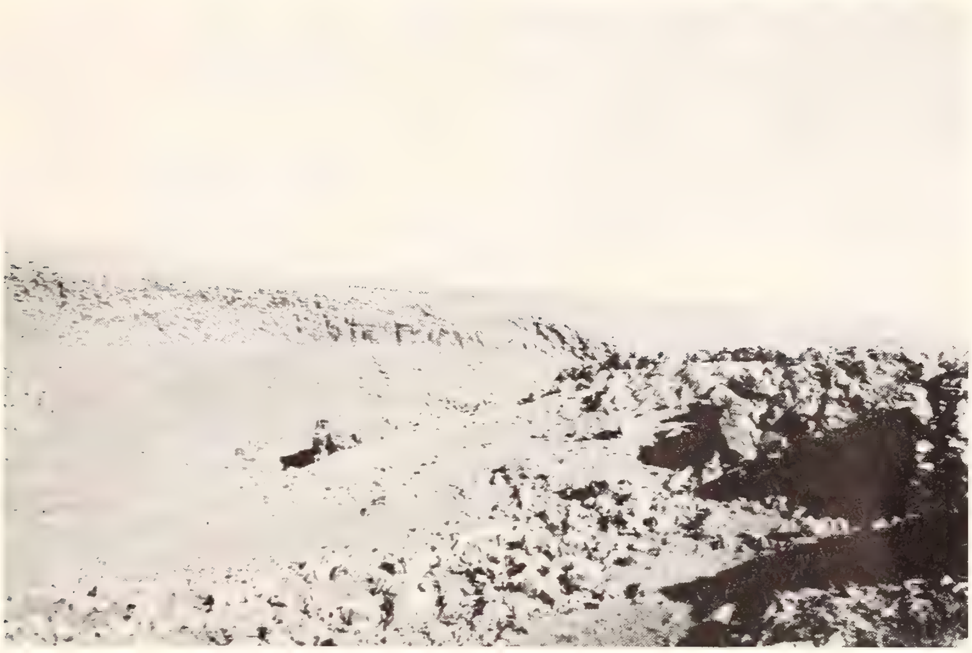


Fig. 7: Habitat of *V. wagneri*, Kagizman area, NE Turkey. Photo Teynié.

Morphologically, *V. wagneri* appears to be somewhat intermediate between *V. xanthina* and *V. raddei* in number of circumoculars (although still lacking a complete circumocular ring) and in number of ventrals. It agrees with *V. bulgardaghica* and *V. bornmuelleri* in low subcaudal counts. This character may be regarded primitive (Nilson & Andrén, 1986).

If *xanthina* and *raddei* are the most apomorphic species within the *V. xanthina* complex, then *wagneri* may be a relict form morphologically still close to the origin of *xanthina*. This makes also sense biogeographically, as the region south of the Caucasus is likely to represent the evolutionary centre of this complex, from where the *xanthina* group spread to the west, whereas the *raddei* group radiated in eastward direction.

It is noteworthy that the Munich specimen (♂ 1) produced viable hybrids with a ♀ *V. raddei*, but successful hybridizations between *V. xanthina* and *V. raddei* are also known.

Acknowledgements

We thank R. Gerstmeier, M. Kühbander, W. Schacht and K. Warncke for providing photographs and locality data on the specimen they collected. Special thanks to U. Heckes for the drawing.

Zusammenfassung

Vipera wagneri Nilson & Andrén, 1984, bisher nur in einem ♀ unsicherer Provenienz bekannt, wird anhand eines weiteren ♀ und von 5 ♂ aus der Nordost-Türkei morphologisch charakterisiert. Erstmals können Sexualdimorphismus und Lebendfärbung beschrieben werden. Der Artstatus für *V. wagneri* kann bestätigt werden. Die Art könnte als Reliktform gedeutet werden, die der Wurzel von *V. xanthina* nahe steht.

Bibliography

Boulenger, G. A. (1896): Catalogue of the snakes in the British Museum (Nat. Hist.), Vol. III. — Trustees of the British Museum, London.

Herrmann, H.-W., U. Joger, G. Nilson & C. G. Sibley (1987): First steps towards a biochemically based reconstruction of the phylogeny of the genus *Vipera*. — Proc. 4th Ord. Gen. Meet. S. E. H., Nijmegen 1987.

Nikolskij, A. M. (1905): Herpetologia rossica. — Académie Impériale des Sciences, St.-Pétersbourg, 517 pp.

Nilson, G. & C. Andrén (1984): Systematics of the *Vipera xanthina* complex (Reptilia: Viperidae). II. An overlooked viper within the *xanthina* species-group in Iran. — Bonn. zool. Beitr. 35: 175—184.

— & — (1986): The mountain vipers of the middle east — The *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). — Bonn. zool. Monogr. 20, 90 pp.

Strauch, A. (1869): Synopsis der Viperiden, nebst Bemerkungen über die geographische Verbreitung dieser Giftschlangen-Familie. — Mém. Acad. imp. Sci. St.-Pétersbourg (7) 14: 1—144.

Teynié, A. (1987): Observations herpétologiques en Turquie, lère partie. — Bull. Soc. Herp. Fr. 43: 9—18.

Wagner, M. (1850): Reise nach Kolchis und nach den Colonien jenseits des Kaukasus. Mit Beiträgen zur Völkerkunde und Naturgeschichte Transkaukasiens. — Arnoldi, Leipzig.

Dr. Ulrich Joger, Zoologische Abteilung, Hessisches Landesmuseum, Friedensplatz 1, D-6100 Darmstadt, F. R. Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 229—235	Bonn, August 1988

Bemerkungen zu zwei Rehschädeln aus dem Elburs-Gebirge, Iran

Ernst von Lehmann

Abstract. Two skulls of roe deer, collected as hunters' trophies in wet forest of the Elburz Mts. in northern Iran, were studied. In size these skulls considerably exeed the upper limit of the known range of this geographic population. They agree well with the smallest subspecies of Siberian roe deer (*Capreolus pygargus caucasicus*) from northwestern Caucasus, as described and figured by Dinnik (1910). Cases of appearance of large roe deer in small-sized populations are discussed.

Key words. Mammalia, Cervidae, *Capreolus*, morphology, taxonomy, Iran.

Die Taxonomie der Rehe Eurasiens ist noch immer nicht vollständig geklärt. Während über die artliche Verschiedenheit des Europäischen Rehs (*Capreolus capreolus*) und des Sibirischen Rehs (*Capreolus pygargus*) weitgehend Übereinstimmung herrscht, ist die Zuordnung mancher Populationen noch ungeklärt. Dazu gehören vor allem die Rehe des südlichen Kaukasus und des Elburs-Gebirges im Nord-Iran, für die meist der Artname *capreolus* verwendet wird, und die Rehe des nördlichen Kaukasus, für die der Name *caucasicus* üblich ist, ohne daß eine eindeutige Zuordnung zu einer der beiden Reharten möglich ist (v. Lehmann & Sägesser 1986). Der Grund für diese Situation liegt vor allem in dem Mangel an geeignetem Untersuchungsmaterial aus den kritischen Regionen.

Durch die freundlichen Bemühungen von Herrn H.-K. Kötting erhielt das Museum Alexander Koenig kürzlich zwei Rehschädel (ohne Unterkiefer) zur Begutachtung, die 1986 in den Regenwäldern südlich Amol im Elburs-Gebirge erlegt worden waren. Diese Schädel zeichnen sich durch außergewöhnliche Größe aus, was Anlaß war, die Situation südlich des Kaspimeeres etwas näher zu betrachten.

Südlich der Kaukasuskette waren bisher nur kleine Rehe der Subspecies *armenius* — etwa in der Größe des Europäischen Rehes — bekannt geworden.

Die Schädelmaße der Tabelle zeigen, daß die beiden Vorlagen aus Amol dem Sibirischen Reh näher stehen als den kleinen Unterarten, die von Westeuropa bis zum Ostufer des Kaspimeeres vorkommen und zum Europäischen Reh gehören. Die kleinsten Vertreter des Sibirischen Rehes kommen im äußersten Westen ihres Verbreitungsgebietes, in der nordwestlichen Ecke des Kaukasus (Kubanmündung an der Straße nach Kertsch) vor. Sie wurden 1910 von Dinnik als *Capreolus pygargus caucasica*, als neue Unterart des Sibirischen Rehes beschrieben. Die Originalbeschreibung dieses Kaukasischen Rehes war lange Zeit in der Literatur schwer zu finden, weil Dinnik diesen Text nicht in einer zoologischen Zeitschrift veröffentlichte, sondern in der „Reihe der Westkaukasischen Abteilung der Kaiserlich Russischen Geographischen Gesellschaft, Band 27, Abteilung I und II, Tiflis 1910 + 1914". Der erste Teil dieser „Tiere des Kaukasus " umfaßt die Wale und die Huftiere, also auch die Rehe. Es sol-

Tabelle 1: Maße (in mm) von Rehschädeln unterschiedlicher Herkunft; Material aus dem Museum A. Koenig. 1. *Capreolus pygargus p.* Pallas aus Alma Ater, Zentralasien, Coll. Kuzenko, 1902—1908. — 2. Amol, s. o. — 3. ♂ leg. Trense 1958 östlich des Caspimeeres. — 4. Gehörn aus Surnabad, Kaukasus (Kuraniederung, Georgien) leg. Pfizenmayer 1912 und Maße des Typus von *Capreolus capr. armenius* Blackler, 1916. — 5. Durchschnitt von ♂ aus dem Rheinland, Mecklenburg und aus der Provinz Posen.

Maße				Herkunft		
	(1) Issyk-Kul	(2) Amol		(3) Marawa Tepe	(4) ssp. *armenius*	(5) Mittel- u. Ostdeutschld.
Condylobasallänge		190	192	174,5	180	180,4♂
Breite über Orbita	100	93	94	83,3	87,2	
Schädelkapselbreite	64,5	59,3	61,5	60,5		
Länge der Nasalia	73,5	63,7	63,5	53 +51,3	48,8	54,6♂
Breite der Nasalia (Mitte)	36,6	20	22,5	31,5+29		
Rosenstockbreite (quer)	21,5	22,5	22	14,9	15,5	
Rosenstockbreite (anterior-posterior)	25,5	23,4	22,2	18,7	16,8	
Maximale Stangenhöhe	298	260	220	187,5	215	220 ♂
Rostrumlänge		113	115	91,6		
Länge d. ober. Zahnreihe		60	61		58	

len hier die wesentlichen Teile der Erstbeschreibung des Kaukasischen Rehes (23 Druckseiten!) im Wortlaut gebracht werden (aus dem Russischen übertragen von Frau Margot Magin, Bonn).

[Dinnik 1910, S. 65—66]
„(Europäisches Reh = *Capreolus caprea* Gray) An seinem kleinen Wuchs und seinem kleinen Geweih kann man es sogar von weitem leicht von dem größeren Kaukasischen Reh unterscheiden, das vom Großteil der Kaukasusexperten (z. B. K. A. Satunin, G. I. Radde) unter der Bezeichnung Sibirisches Reh (*Capreolus pygargus* Pall.) beschrieben wird. Nachdem ich mich umfassend mit den Reharten des Kaukasus beschäftigt und sie mit den Exemplaren verglichen hatte, die sich im Zoologischen Museum der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften befinden, wohin sie sowohl aus Sibirien als auch aus vielen anderen Gegenden gebracht worden waren, kam ich zu dem Schluß, daß das große Kaukasische Reh, selbst wenn es mehr oder weniger dem Sibirischen nahekommt, doch nicht als identisch mit ihm anzusehen ist; denn es ist nicht nur wesentlich kleiner, sondern unterscheidet sich von diesem — wie bei seiner Beschreibung aufgezeigt werden wird — noch durch eine Reihe von anderen Merkmalen.

Das Kaukasische Reh. ***Capreolus pygargus*** **Pall. var.** ***caucasica***
Capreolus vulgaris Lydekker.
Capreolus pygargus Satunin.
Capreolus capreolus pygargus Radde*.

[* Radde, Museum caucasium (Tiflis 1899, Bd. 1, S. 72). K. A. Satunin sprach mehrmals von diesem Reh und nannte es *C. pygargus*; doch in dem Artikel „Verzeichnis der Säugetiere", die bis jetzt innerhalb der Grenzen des Kaukasus zu finden sind, sagt er, daß es vielleicht auch eine gesonderte Art darstellt.]

[S. 66—67] Bei den ausgewachsenen Exemplaren haben die Geweihstangen meistens je drei Sprossen oder Enden, d. h. sie bestehen aus einer Hauptstange und zwei Nebensprossen (Abbildung Nr. 1). Die typischsten Geweihstangen des Kaukasischen Rehs bilden von der Rose

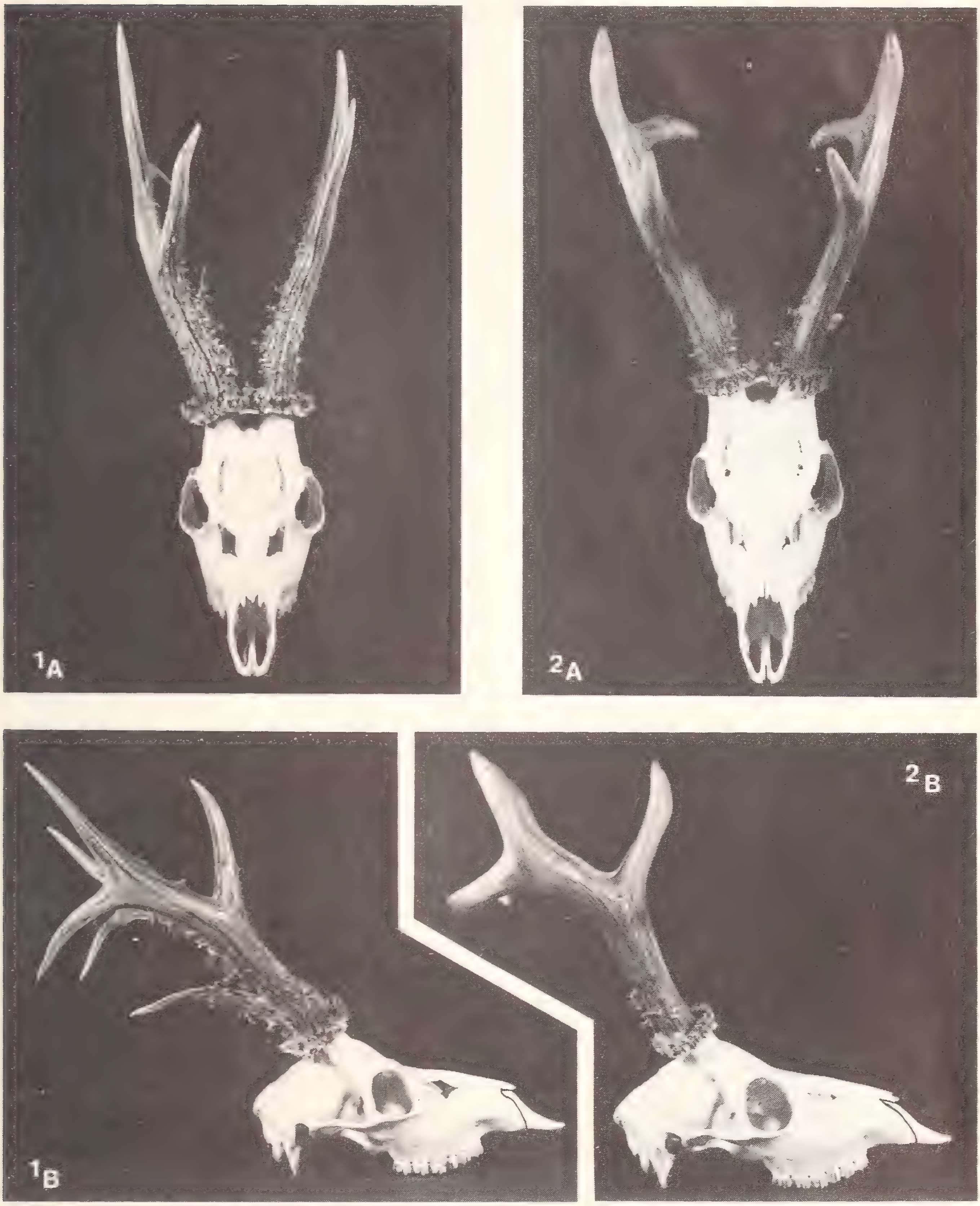


Abb. 1—2: Oberschädel mit Geweih aus Amol, Iran, A von vorn, B von der Seite. 1 B mit Stangenspaltung und abweichender Form und Ansatzfläche des Zwischenkiefers am Nasenbein. — Fotos Museum Koenig (J. Schicke).

aus gesehen nach 10—15 cm eine Krümmung nach hinten. An dieser Stelle geht von der Hauptstange eine Sprosse ab, die nach vorn und nach oben gerichtet ist. Ihrer Lage nach erinnert sie an die mittlere Sprosse der Geweihstangen des Edelhirsches. Etwa 10 cm von der ersten Krümmung entfernt bildet die Geweihstange eine zweite Krümmung, und auch hier geht von ihr eine Nebensprosse ab, die nach vorn und nach oben gerichtet ist. Auf diese Weise entstehen die für die Rehe typischsten sechsendigen Geweihstangen (je drei Enden an jeder Geweihstange). Wenn sich an beiden Geweihstangen je eine von den Nebensprossen, die höher als die erste Krümmung sitzen, verzweigt, entstehen achtendige Geweihe. Bei kaukasischen Rehen kommen sie, relativ gesehen, seltener vor als die sechsendigen. Noch seltener kommen zehnendige Geweihe vor, die dann entstehen, wenn sich die beiden oberen Enden der Geweihstangen verzweigen. Das ist, wie Blasius richtig bemerkt, die höchste Form einer normalen Entwicklung des Rehgeweihes. In Westeuropa sind solche Geweihe bei den Rehen wahrscheinlich sehr selten anzutreffen, weshalb Blasius sagt (Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands, S. 464), daß er sie nur aus Kroatien und Syrmien kennt. Im Kaukasus sind sie jedoch keine besondere Seltenheit.

Ich habe ein Geweih, an dessen rechter Geweihstange sich außer den richtig plazierten Nebensprossen noch eine lange sechste befindet, die etwa zwei Zoll über der Rose herausgewachsen ist (Abbildung Nr. 2). Manchmal kommt es vor, daß die Geweihstangen eines alten Bockes, die nicht weniger als einen Fuß lang sind, keinen ersten Nebensproß haben und noch nicht einmal an der Stelle, wo dieser Sproß eigentlich sitzen müßte, eine Krümmung bilden (Abbildung Nr. 3). Manchmal verzweigt sich die Geweihstange auch in einige Sprossen (5—10) direkt an der Rose und formt ein strauchähnliches Gebilde (Abbildung Nr. 4) . . . Bei jungen Exemplaren sind die Geweihstangen dünn und haben eine sehr schwach verbreiterte Rose . . . Bei alten Exemplaren ist sie hingegen wesentlich breiter (bis zu 5 cm Durchmesser) und ihr Durchmesser ist um das Anderthalbfache oder Doppelte größer als der Durchmesser der Geweihstange. In der Mehrzahl der Fälle kann man sich anhand der Größe der Rose sowohl bei Rehböcken als auch bei Hirschen ein mehr oder weniger genaues Bild vom Alter des Tieres machen. Das längste Geweih, das ich besitze, ist 32 cm lang. Geweihe von 28—30 cm kommen recht häufig vor, und als Durchschnittslänge muß man etwa 26 cm annehmen, gemessen von der Rose bis zum Ende des letzten Nebensprosses. In der unteren Hälfte sind sie mit mehr oder weniger großen Perlen bedeckt (Abbildung Nr. 5). Bei einigen Exemplaren sind diese Perlen nicht groß und es sind nicht viele, bei anderen hingegen sind sie sehr zahlreich und so stark entwickelt, daß sie für nicht ausgewachsene Nebensprossen gehalten werden können. Weibchen mit Geweihen habe ich nie angetroffen, obgleich dies in anderen Ländern, wie bekannt, wiederholt zu beobachten war.

[S. 72—74] Nach den Worten einiger Autoren besteht das Winterfell des Sibirischen Rehes nicht aus Haaren, die gelblich-rote Enden haben wie bei den Kaukasischen, sondern dunkle. Bei den Exemplaren des Zoologischen Museums der Akademie der Wissenschaften habe ich dies nicht feststellen können, wie ich auch überhaupt keine wesentlichen Unterschiede in der Farbe des Winterfells zwischen dem Kaukasischen und dem Sibirischen Reh feststellen konnte.

Auf der Basis dessen, was gerade über die Besonderheiten der Rehe Europas, Sibiriens und des Kaukasus gesagt wurde, komme ich zu dem Schluß, daß das große Kaukasische Reh, das im Nordkaukasus heimisch ist, nicht als identisch mit dem Sibirischen anzusehen ist, wie dies gewöhnlich angesehen wird, sondern man muß es als eine besondere Unterart ansehen oder, im äußersten Falle, als eine besondere Variante des Sibirischen Rehes und es im Unterschied zu letzterem *Capreolus pygargus* var. *caucasica* Dinnik nennen*.

[* Hier ist anzumerken, daß im europäischen Rußland (sogar in seinem westlichen Teil) und in Westeuropa nicht selten Rehe vorkommen, die sich sehr stark vom typischen *Capreolus caprea* Gray unterscheiden, und zwar hinsichtlich des Wuchses ebenso wie hinsichtlich der Form und der Größe des Geweihes. Sie sind mehr oder weniger dem Aussehen des Kaukasischen Rehes angenähert. Einige solcher Rehböcke und Rehe sind im Zoologischen Museum der Akademie der Wissenschaften vorhanden. Ein solches Exemplar gibt es aus Grodno, dann ein sehr großes Exemplar aus dem Kiever Gouvernement und eins von Professor Blasius aus Braunschweig. Man kann sie kaum für Übergangsformen vom Europäischen Reh zum Kaukasischen oder Sibirischen werten. Man muß eher annehmen, daß das Letztgenannte sich vom Ural aus nicht nur auf den Kaukasus und die dem Ural benachbarten Gouvernements des europäischen Teiles Rußlands ausgebreitet hat, wo es auch jetzt sehr häufig angetroffen wird, sondern auch noch weiter nach Westen. In den neuen Gegenden mit neuem Klima und den übrigen neuen Lebensbedingungen mußte es sich natürlich von den ursprünglichen Formen fortentwickeln und einige Besonderheiten annehmen].

Die geographische Verbreitung des Rehes ist in den Gegenden des Kaukasus sehr weit. Im Nordkaukasus ist es überall dort vorhanden, wo es geeignete Plätze gibt, d. h. mehr oder weniger richtige Wälder. Etwa vor 10 Jahren wurden in den Wäldern direkt bei Stavropol noch Rehe angetroffen, aber jetzt sind sie hier schon ausgerottet. Im Gouvernement Stavropol kommen heute diese Rehe überhaupt nicht mehr vor.

Im Kubaner Gebiet lebt das Reh fast in allen Wäldern, wobei die West- und Ostgrenzen seiner Verbreitung mit den Grenzen des Gebietes zusammenfallen (im Westen kommen die Rehe fast bis Temrjuk). Nur in der nördlichen Steppenlandschaft des Gebietes werden sie überhaupt nicht angetroffen. Nicht weit von Anapa in der Schlucht Sukku kommen Rehe vor, ebenso wie auch in den benachbarten Teilen des Gouvernements des Schwarzmeergebietes."

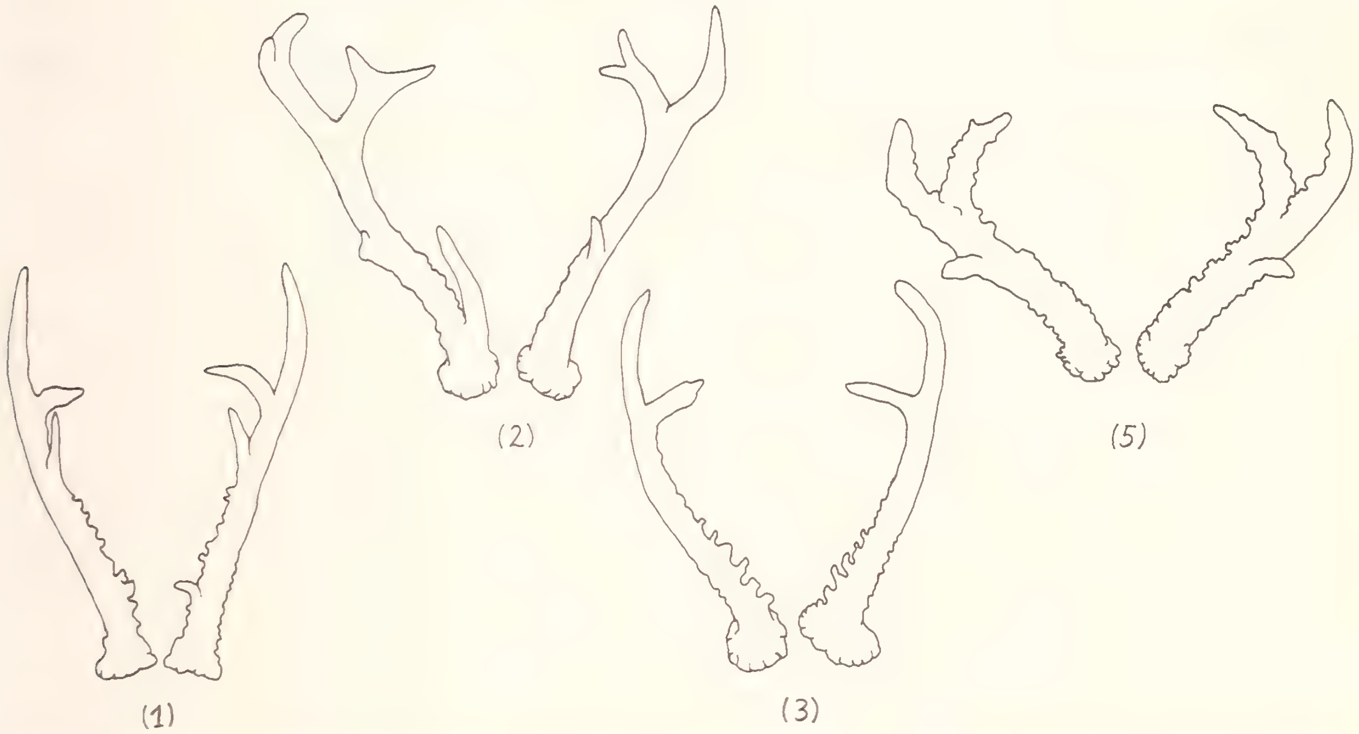


Abb. 3: Umrißzeichnungen der von Dinnik 1910 in seiner Beschreibung von *Capreolus pygargus* var. *caucasica* abgebildeten Rehgeweihe; die Ziffern beziehen sich auf seine Abbildungen 1 (Seite 66), 2 (S. 67), 3 (S. 67) und 5 (S. 67).

Dinnik beschreibt, wie schon erwähnt, auch das kleine Europäische Reh (*Capreolus capreolus* = *Capreolus caprea*) aus dem Kaukasusgebiet, und in Ermangelung von Skelettmaßen sei hier nur kurz angeführt, daß z. B. die Kopflänge des Kaukasusrehes mit 24 cm, das des Europäischen mit 22 cm angegeben wird; etwa im gleichen Verhältnis stehen die übrigen Körpermaße dieser beiden Arten.

Wenn man diese Originalbeschreibung und die dazu gehörigen Abbildungen der Geweihe mit den beiden Vorlagen vergleicht, dann finden sich einige bemerkenswerte Übereinstimmungen. 1. Die durchschnittliche Stangenlänge gibt Dinnik (1910, S. 90) mit 28—30 cm, im Schnitt 26 cm an (beim Europäischen Reh nennt er 22 cm), die gleiche also wie der Geweihe aus Amol. — 2. Eine Stangenspaltung der rechten Seite von Abbildung Nr. 1 ist auch bei dem Rehbock 1 B unserer Vorlage zu sehen. — 3. Die Abbildung 3 bei Dinnik hat an der rechten Rücksprosse kurz vor der Spitze eine merkwürdige Verdickung, die man als latente Anlage einer weiteren Teilung ansehen kann, und die unsere Vorlage Nr. 2 auch an den Enden angedeutet hat (Abb. 2 A und B).

Zu beachten ist auch hier die Variation im Geweih der Typenserie, wie sie Dinnik abbildet. Es werden schlichte sechsendige Gehörne dargestellt (Abbildung Nr. 1), so wie auch unsere beiden Amolstücke, und er zeigt auch vielendige Stangen mit Spitzenverzweigungen, die acht bis zehn Sprossen aufweisen (Abbildung 2). — Das Museum Koenig verfügt über eine sehr schöne Serie von sechs westsibirischen Rehtrophäen (Coll. Wache, Kubanmündung, IV. 1913), die auch von der terra typica von *C. p. caucasicus* kommen und sechs- bis achtendige Stangen haben (v. Lehmann 1976, p. 79, Abb. 7).

Nimmt man nach diesen Gegenüberstellungen die beiden vorliegenden Schädel aus N-Iran als *Capreolus pygargus caucasicus* Dinnik, 1910 an, dann ist noch ein Wort über die weit abgelegene Erlegungsstelle dieser beiden Böcke an der Küste des Kaspimeeres zu sagen. Der Erleger der beiden hier vorliegenden Rehe hat berichtet, daß im Iran auch kleinere Vertreter in dem gleichen Gebiet bei seinen jagdlichen Unternehmen vorkamen. Wir haben auch bei der Untersuchung extrem großwüchsiger einzelner Rehe, die z. B. im Balkangebiet und Donau-Karpatenraum an mehreren Stellen zur Strecke gekommen sind, aufgeführt: *grandis* in Bosnien mit der Morphe *baleni* in Mazedonien, Einzelstücke in Syrmien und Kroatien (s. o. Blasius); für die neunziger Jahre nennt v. Wettstein solche Rehe in Rumänien, und bei der Jagdausstellung 1937 lag in Berlin eine solche Trophäe aus Tarnava Mare (Rumänien) vor. Über eindeutig vom Sibirischen Reh (*C. pygargus*) abstammend wurde ebenfalls von einzelnen großen Exemplaren berichtet (Vorkommen — einzeln oder in kleinen Populationen — in der Ukraine, im Bayerischen Wald, in Schlesien (zweimal), in Unterfranken und in der Provinz Posen; v. Lehmann 1960, 1976). Auch Heptner (1966) spricht von „. . . einzelnen Exemplaren mit besonders großem Gehörn, wie es unter den Europäischen Rehen sogar in Westeuropa vorkommt". Von vornherein hier von Kreuzungstieren zu sprechen, ist allzu bequem. Es ist möglich, und ich habe 1976 auch versucht, zu erklären, wie schwierig es ist, weil in der Praxis selten die genetischen Voraussetzungen beisammen sind, damit solche großwüchsigen Rehe einzeln in kleinwüchsigen Populationen auftauchen können.

Es sollte eher daran gedacht werden, daß das Sibirische Reh ein Wanderreh ist (vgl. v. Lehmann 1976), zu dessen Jahresrhythmus unter Umständen die Bewältigung sehr großer Strecken gehört.

Zusammenfassung

Zwei Rehschädel aus dem Elburs-Gebirge, die 1986 als Jagdtrophäen vorgelegt wurden, ragen erheblich in der Größe aus den Kleinrehen dieses Gebietes heraus. Sie stimmen mit Rehgeweihen der kleinsten Unterart des Sibirischen Rehes (*Capreolus pygargus caucasicus*) des nordwestlichen Kaukasusgebietes überein; ebenso mit der Originalbeschreibung (Dinnik 1910) und einigen Abbildungen. Es wird das Auftauchen großer Rehe in Populationen kleinwüchsiger Rehe diskutiert.

Literatur

Blasius, I. (1857): Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa. — F. Vieweg & Sohn, Braunschweig.

Dinnik, N. J. (1910): Zweri Kawkaza, I. — Zapinski Kaukas. Otd. Imp. Russ. Geogr. Obs. 27, Tiblisi [Die Tiere des Kaukasus. In der Reihe der Westkaukasischen Abteilung der Imp. Russ. Geogr. Gesellschaft, Band 27: 66—93 (*Capreolus*)].

Heptner, V. G., A. A. Nasimovic & A. G. Bannikov (1966): Die Säugetiere der Sowjetunion, Band I: Paarhufer und Unpaarhufer. — G. Fischer, Jena.

v. Lehmann, E. (1960): Entstehung und Auswirkung der Kontaktzone zwischen dem Europäischen und Sibirischen Reh. — Säugetierkdl. Mitt. 8: 97—102.

— (1976): Einige Bemerkungen zum Sibirischen Reh (*Capreolus capreolus* [*pygargus*] *caucasicus* Dinnik, 1910) in Mitteleuropa. — Z. Jagdwiss. 22: 75—84.

— & H. Sägesser (1986): *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758 — Reh. — S. 230—268 in J. Niethammer & F. Krapp, Hrsg.: Handbuch der Säugetiere Europas 2/II. — AULA-Verlag, Wiesbaden.

Radde, G. (1899): Die Sammlungen des Kaukasischen Museums. — Verlag des Kaukas. Museums, Tiflis.

Trense, W. (1957): In Persiens Revieren. — Die Pirsch 25: 741, 866.

Prof. Dr. E. von Lehmann, Im Wiesengrund 18, 5305 Impekoven (Alfter).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 237—256	Bonn, August 1988

The house mouse from a prehistoric site in Fuerteventura (Canary Islands, Spain)

M. C. Carrascosa & N. López-Martínez

Abstract. Remains of a rich mouse population from a prehispanic site of human occupation in Villaverde (Fuerteventura, Canary Islands) of an age around 1000—1700 years B. P. is studied. Eleven characters in teeth, skull and postcranial skeleton are compared with European and African forms of house mouse and wild mice. Four characters are shared with *Mus musculus*, two with *Mus spretus* and five are peculiar features. Most of the eleven characters are shared by the recent house mouse of the Canary Islands. This suggests that both the subfossil and the recent Canarian mouse belong to a different subspecies of *M. musculus*. Some of its peculiarities (relatively large teeth and hind limbs) appear to be related to a semi-commensal and wild habitat. The origin of the house mouse of the Canary Islands may be the Western European or Northern African populations of *M. m. domesticus*.

Key words. Mammalia, Muridae, *Mus musculus*, Canary Islands.

Introduction

The settlement of islands by wild life and prehistoric men is a puzzling problem, particularly in the case of oceanic islands (Axelrod 1972; Carlquist 1974). The Canary Islands have a rich endemic flora and fauna suggesting a long isolation period, and it has a primitive culture of prehistoric men, indicating an old settlement. But the absolute ages of both, substratum and culture seem to be relatively young (Martin de Guzmán 1978; Araña et al. 1978; Cuscoy 1983; Onrubia 1987).

In this paper a rich subfossil population of house mice is described. It is associated with a prehispanic human habitat from Villaverde (Fuerteventura, Canary Islands) and it is dated between 1000 and 1700 years B. P. Domestic and commensal animals are an important link among human cultures, because they are closely related to the immigration history of the people. At the same time, they allow to know the recent evolutionary process leading to the speciation phenomena. The study of the commensal island animals leads to obtain both kinds of information.

The problem of the house mouse

The house mouse and the wild mouse in Europe and North Africa were recognized by Miller (1912) and Cabrera (1914) as two sympatric species, but many different names were used for local demes (Miller 1912; Cabrera 1911; 1923). Schwarz et al. (1943) and Ellerman et al. (1951) assemble both species and all names applied to the demes as junior synonyms of only one single species, *Mus musculus* Linnaeus. Many subspecific names were then employed for sympatric, differentiated demes. This irregular situation (subspecies are not sympatric because they hybridize in the absence of a genetic isolation system) was studied by Britton et al. (1976), Orsini (1982), Orsini et al. (1982), Bonhomme et al. (1983) and Bonhomme (1986) among others. They propose a new scheme, where two mice species may coexist in a region.

According to these authors, two geographical races of the house mouse, *M. m. musculus* in North Central Europe and *M. m. domesticus* in South Western Europe and Africa, may have either wild or commensal demes. On the other hand, the wild mouse belongs to two or three different species: *M. spicilegus* (Northern and Southern form) in the East Mediterranean and Danube region, and *M. spretus* in the West Mediterranean area; the latter species is occasionally semi-commensal and it is displaced by *M. musculus* in the richer and wetter places (Carrascosa, in press). According to Orsini (1982) the North-Eastern subspecies of the house mouse, *M. m. musculus*, followed probably the immigrations of the Indoeuropean peoples from Asia. The Western subspecies *M. m. domesticus* is probably related to Middle-East and Punic paths of settlement. *Mus spretus* is claimed to have a North African origin (Schwarz et al. 1943; Orsini 1982; Palomo et al. 1983). A chart of the mice species distribution is shown in fig. 1.

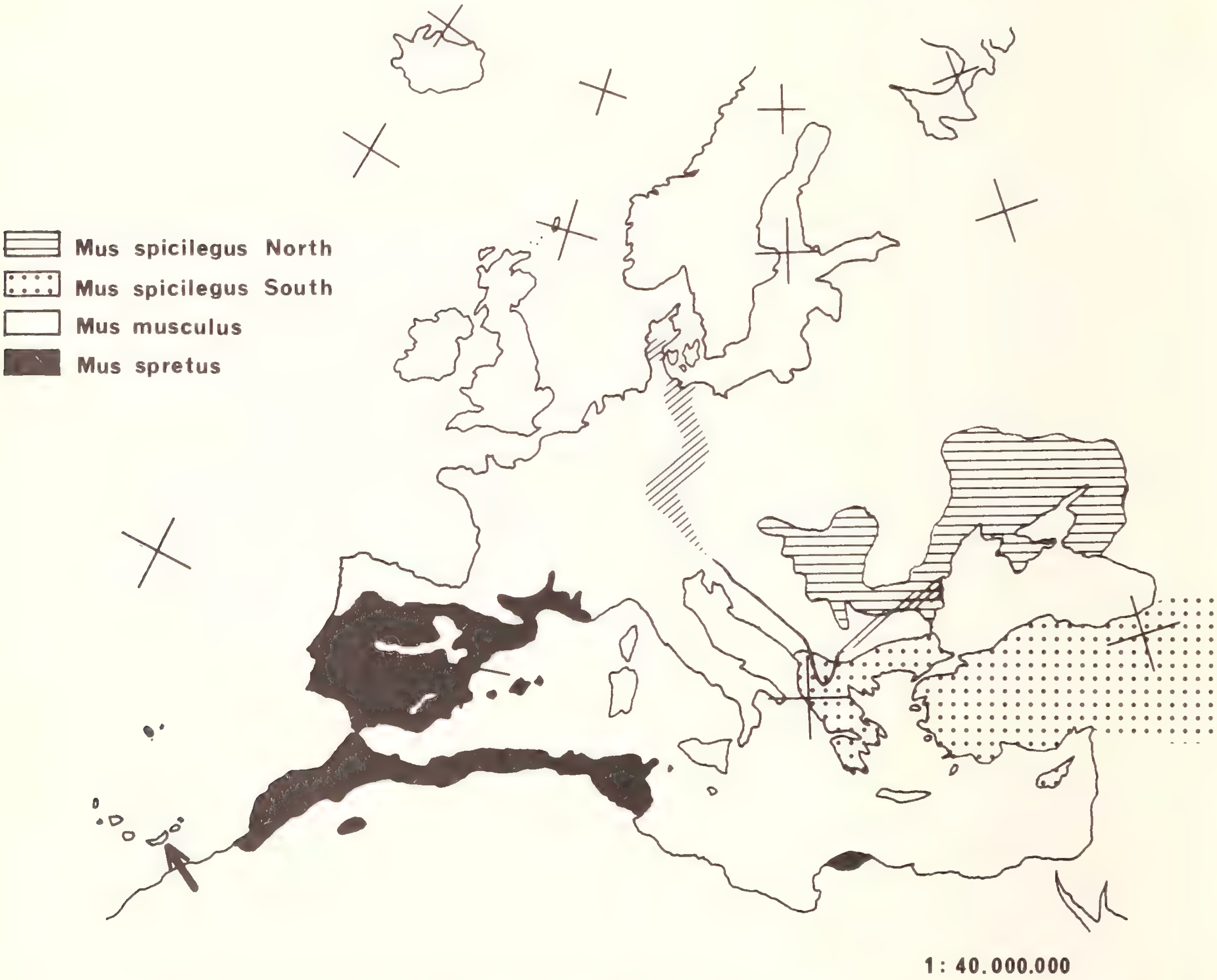


Fig. 1: Geographical distribution of *Mus* species. *Mus musculus* is present in the whole area; slanting bars indicate the hybridization zone between its western and eastern subspecies: *M. m. domesticus* and *M. m. musculus* respectively. The arrow shows the Fuerteventura Island situation.

The mouse now living in the Canary Islands is considered to be *Mus musculus* (Cabrera 1914; Rey 1975; Santos Guerra 1977), but neither caryological nor electrophoretic analysis have been made, and its origins are unknown. The tail/body length ratio, allowing to distinguish the house mouse (*M. musculus*) from the other wild *Mus* species, supports the specific status of the recent Canarian mouse (pers. obs.). The archaeological site of Cueva Villaverde (Fuerteventura) demonstrates that the house mouse occupied the island together with the aboriginal men before the hispanic colonization. We study this population with modern systematic criteria, in order to elucidate its identity for a better knowledge of the settlement of the Canary Island.

The archaeological site

Cueva Villaverde is a cave in a 200 m long volcanic tube, inhabited by men. Archaeological and zoological remains lie both inside and outside the cave entry. The site is located at the Villaverde town, near La Oliva (22° 38' 10" N and 10° 12' 30" W G. M.) in Northern Fuerteventura, Canary Islands, Spain (fig. 2). The details of the excavation and the human finds (ceramics, tool implements, human skeletons) are described in Garralda et al. (1981), Meco et al. (1982) and Hernández & Sánchez (1986).

The cave is about 5 m deep, 16 m long and the height between the recent floor and the roof is around 1.5 m. Some big semicircular and transverse stone walls were built near the sides of the tube, closing the archaeological site to the East. The West end seems to be the original entry, and was filled by debris, rocks and even a mill stone, after the burial of an adult man and a child.

Four squares (A_1—A_4) of 4 m² each at the northern side of the cave, and three sections (C_1—C_3) at the outside around the entry of the cave, have been excavated since 1979. Sixty samples containing microfauna were collected: of these, 40 are from the cave and 20 from outside. Most of the samples come from the first centimetres of sediments containing ceramics. The thickness of the archaeological layer varies from about 180 cm outside, to 60 cm near the entry of the cave, and to 30 cm at the rear. Different levels have been distinguished using some ash planes as markers and discontinuities. Stratigraphic correlation between levels of the different sections is not yet possible.

Absolute dating has been obtainend by C^{14} analysis of coal. Age calculations vary from 1070 ± 50 BP at the surface, to 1730 ± 50 BP at level 3 in the cave. Samples from outside were dated from 1080 ± 80 BP to 1390 ± 80 BP at level 3 (Hernández & Sánchez 1986).

The finds from Villaverde, other than archaeological and human remains, are mainly molluscs and vertebrate bones. Ash and coal rests are also frequent. Some vertebrate bones were partially burned.

Eighteen species of marine and six species of terrestrial molluscs have been identified respectively by Meco et al. (1982) and Hutterer (pers. comm.). Fishes are frequent; large specimens of *Sparisoma cretensis* L. are common; but the majority of the fish fauna has not been studied yet. Three species of reptiles have been recognized by Sanchiz & López-Jurado (pers. comm.); Gekkonidae (*Tarentola mauritanica*) appear to be the most abundant. Birds are under study by Mourer-Chauvire (in litt.); a preliminary report indicates the presence of fifteen species, where the quail (*Coturnix coturnix*) is the best represented one. The large mammals have been published by Meco et al. (1982), indicating the abundance of goat (more than 8000 bone fragments of about one hundred individuals), the presence of pig (five individuals) and a seal.

Small mammals are very frequent in the Villaverde cave and in the deposits outside the cave. The most abundant species is a large murid of the size of a young rat, which is now being studied in co-operation with R. Hutterer (Bonn) and J. Michaux (Montpellier). An unexpected and peculiar shrew is also present in all the microfaunal samples. No living representatives were known hitherto in the Canary Islands but it has recently been found still living in the Eastern Canaries (Martín et al. 1984) and since then has been described as a new species of *Crocidura* (Hutterer et al. 1987).

The remains of the house mouse become progressively more abundant in the upper sediments; it is almost absent (less than 0.1 %) in the samples number 586 and 588 (A_4 level 3). These samples yielding extremely rich microfaunal remains were collected some 15 cm below the lowest archaeological level. The increasing abundance of mice in the sediments of Villaverde appears to be related to that of the human settlement.

In order to give an idea of the preservation of mice remains, table 1 shows the amount of skeletal elements of the house mouse recovered in eight representative samples. Sample C_2 1041 was taken with sediment, and sorted in the laboratory; it contains the best preserved elements (skulls).

Table 1: Number of skeletal elements in various representative samples from outside and inside the Villaverde cave. NMI: Minimum number of individuals, NR: Total number of elements recovered.

	Outside			Cave				
	Level 2		Level 3	Surface			Level 2	Level 4
	no. $C_1$406	$C_2$1041	$C_3$2066	no. $A_1$188	$A_1$194	$A_2$389	$A_3$436	$A_1$384
Skull	—	6	—	—	—	—	—	—
Upper Maxilla	19	23	1	3	19	16	1	—
Lower Jaw	90	6	6	23	51	127	6	—
Scapula	1	4	—	—	5	4	—	—
Humerus	—	5	3	4	50	61	4	—
Radius	—	?	—	—	5	20	—	—
Ulna	—	?	—	1	24	35	6	—
Pelvis	9	8	4	14	56	133	11	—
Femur	7	7	10	9	117	184	27	—
Tibia	11	8	8	14	155	233	57	1
NMI (Min. Ind.)	56	18	6	14	78	161	30	1
NR (No. total)	137	67	32	68	482	813	112	1

The Villaverde house mouse

Fifteen samples have been chosen from Villaverde, according to their richness and stratigraphical position, in order to study *Mus musculus*. Morphological and biometrical variability have been controlled for taxonomic identification.

A first comparison among the various samples showed their homogenity. We will refer to it as the Villaverde population of the subfossil house mouse, though the assemblage has been accumulated during more than 500 years.

A second direct comparison was made between the Villaverde population and several subfossil and recent *Mus* samples from the Canary Islands, Morocco and Western Europe. Finally, we have used the data from the abundant literature about wild and commensal house mice for an indirect comparative study. This last source of data must be carefully selected, because many of the authors between 1940 and 1980 do not distinguish between the different species of mice, and their results are therefore unreliable.

The main features allowing the distinction between mouse taxa are the size, the colour, and the relative length and thickness of the tail (Thomas 1896; Miller 1912; Cabrera 1914). The different development of a notch in the upper incisor was mentioned by Miller (1912) to distinguish the two sympatric species of *Mus* in the Mediterranean area. This last character used to be the only criterion to identify mice species from owl pellets, scats and osteological collections; but the systematics of mice was misunderstood by Schwarz et al. (1943) and later authors and this feature was wrongly applied.

After the biochemical confirmation of the existence of two sympatric species in the Mediterranean area, Darviche (1978) found some new differential characters in the mouse skeleton and teeth, inspired by the work of Marshall (1977) on Asiatic mice. Later, Darviche & Orsini (1982), Orsini (1982) and Orsini et al. (1983) improved the system for the morphological differentiation of the *Mus* species, allowing the correct identification of osteological remains.

According to their results, the Western European and African mouse species, *Mus spretus* and *M. musculus domesticus* may be distinguished by 1) the zygomatic coefficient, 2) the anterior profile of the zygomatic plate, 3) the zygomatic foramen, 4) the squamosal-parietal suture, 5) the notch of the upper incisor, 6) the cusps of the M_1 and 7) the size of bones and teeth. All these characters have been studied in the Villaverde population, and some other peculiar features of its own.

The zygomatic coefficient

This feature observed by Orsini (1982) is the best diagnostic character differentiating *M. musculus* from *M. spretus*. It may be measured dividing the minimal width of the frontal branch of the maxilla by the maximal width of the descending branch joining the zygoma (Orsini et al. 1982, 1983). This index has small values in *Mus musculus* (CZ = 0.34—0.66; $\overline{x}$ = 0.50) and larger ones in *Mus spretus* (CZ = 0.60—1.08; $\overline{x}$ = 0.80) and the wild Eastern *Mus* species. Palomo et al. (1983) quoted a decrease of this index in *M. spretus* southward from Spain: CZ = 0.58—1.52, $\overline{x}$ = 0.86 in the North and CZ = 0.32—1.20, $\overline{x}$ = 0.76 in the South. These authors describe the way to take the measurements, that should be standardized.

Table 2 shows the values of this index for the various samples of the Villaverde mouse, for the outside and the cave associated samples, and finally for the whole population. The values are intermediate between those of both mice species.

In table 3 we compare the values and parameters of the distribution of this index for several samples of *Mus spretus*, *Mus musculus* and for a mixed association of both species from Valencia (Spain). The hypothesis of a blend of species in Fuerteventura mouse samples may be excluded after comparison with the high variability index (CV) of such a mixed association. The values from Villaverde show a normal variability as a homogeneous population.

After comparison between tables 2 and 3, it is clear that the mean zygomatic coefficient of the Villaverde mouse is significantly larger than those of *Mus musculus domesticus* and *M. m. musculus*, and smaller than that of *M. spretus*. Table 4 shows the results of the Student's test, which gives a rough idea of the signification of the differences. The two specimens of the recent *Mus musculus* from Gran Canaria used for comparison show also a CZ close to that of Villaverde house mouse ($\overline{x}$ = 0.61).

Anterior profile of the zygomatic plate

This character was studied by Marshall (1977) and applied to European *Mus* by Darviche (1978), but this feature does not enable a correct discrimination between the

Table 2: Zygomatic coefficient values in the Villaverde house mouse population. SE: Standard error, SD: Standard deviation, CV: Coefficient of variation.

			Outside					Cave		
	No. sample	N	x̄ ± SE	SD	CV	No. sample	N	x̄ ± SE	SD	CV
Surface						A1—188 + 194	14	0.64±0.06	0.11	17.17
						A2——389	9	0.48±0.08	0.11	23.64
Level 1						T2—394	24	0.68±0.03	0.09	12.61
Level 2	C1— 406	10	0.57±0.05	0.07	12.56	A2—204 + 430	5	0.57±0.07	0.07	11.84
	C2—1041	29	0.64±0.03	0.09	13.97	A3—436 + 509	9	0.66±0.05	0.07	9.90
Level 3 & 4	C1/2.1444	2	0.60			A1—436	1	0.64		
All outside		41	0.63±0.03	0.09	14.33	All cave	62	0.64±0.03	0.11	17.50
Altogether		103	0.63±0.02	0.10		Range 0.375—0.883				16.02

Table 3: Zygomatic coefficient values in several populations of Spanish *Mus spretus*, European *Mus musculus* and a mixed association of *M. spretus—M. musculus* from Valencia (Spain). Data of Spanish populations are obtained from owl pellets. Data of other European mice are from Orsini (1982).

	N	$\overline{x}$	SD	CV	Range
Mus spretus					
PANCORBO	12	0.83	0.13	15.47	0.56−0.97
CARTUJA	12	0.88	0.13	15.01	0.67−1.16
VILLARIEZO	10	0.83	0.18	21.18	0.57−1.11
ARCOS	75	0.75	0.17	23.17	0.41−1.45
PINAR 1	37	0.78	0.20	25.43	0.49−1.34
PINAR 2	23	0.76	0.15	19.72	0.49−1.04
NO LOCALITY	81	0.84	0.18	21.77	0.48−1.35
ADAJA	57	0.83	0.15	18.57	0.51−1.18
M. spretus + *M. musculus*					
VALENCIA	77	0.70	0.30	43.23	0.22−1.37
Mus musculus					
HUNGARY	11	0.44	0.05	11.36	
AUSTRIA	33	0.45	0.05	11.11	
BULGARIA	30	0.48	0.12	25.00	
GREECE	22	0.47	0.05	10.64	
FRANCE	34	0.50	0.08	16.00	

species. *Mus spretus* sometimes has a rounded profile, and *Mus musculus* a straight profile in the anterior border of the zygomatic plate. Darviche (1978) found an ambiguous distribution of this character in *M. spretus* from Spain and Algeria. In our Canarian mouse, the profile is straight in most cases (pl. 1, figs. 1b, 2).

Zygomatic foramen

A small foramen in the ventral part of the zygomatic plate is variably present in *Mus musculus* and absent in *Mus spretus*. The population from Villaverde presents a zygomatic foramen in some 40 % of the observed cases.

Squamosal-Parietal suture

According to Orsini (1982), *Mus musculus* has a deep, complex, irregular suture between the parietal and the squamosal, while *M. spretus* has a simple, regular, gently curved one. This character has rarely been observed in the Villaverde population, because the skulls were usually broken at the braincase. Some isolated squamosals show a rather simple suture, but its completeness cannot be warranted.

Upper incisor notch

This peculiar feature is extremely frequent in the Villaverde sample. The notch is almost always present and it is deep and in an advanced position in the middle of the shaft (pl. 1, figs. 1b, 2). *Mus spretus* has no notch or only a very shallow one

Table 4: Comparison of the mean zygomatic coefficient between several samples of the Villaverde house mouse and several *M. spretus* and *M. musculus* populations. The lower half of the table shows the Student's test values and the degrees of freedom. The upper half shows the significance of each test (* = 95 % significance level, ** = 99 % significance level).

			VILLAVERDE (Fuerteventura)						*Mus spretus*		*Mus musculus*		
									SPAIN		*musc.*	*domesticus*	
			1041	188 + 194	394	OUT-SIDE	CAVE	ALL	ARCOS	PINAR 2	AUST	FRAN	GRE
VILLAVERDE (Fuerteventura)		1041		—	—	—	—	—	**	**	**	**	**
		188 + 194	0.09 41		—	—	—	—	*	*	**	**	**
		394	1.69 51	1.18 36		*	—	*	—	*	**	**	**
		OUT-SIDE	0.41 68	0.40 53	2.20 63		—	—	**	**	**	**	**
		CAVE	0.04 89	0.06 74	1.58 84	0.47 101		—	**	**	**	**	**
		ALL	1.17 130	1.19 115	2.34 125	0.21 142	1.06 163		**	**	**	**	**
Mus spretus SPAIN		ARCOS	3.37 102	2.31 87	1.99 97	4.25 114	4.44 135	7.28 176		—	**	**	**
		PINAR 2	3.65 50	2.57 35	2.29 45	4.38 62	4.05 83	8.82 124	0.17 96		**	**	**
Mus musculus	*musc.*	AUST	10.35 60	8.20 45	12.65 55	10.16 72	9.17 93	29.79 134	9.75 106	11.04 54		**	—
	domesticus	FRAN	6.43 61	4.92 46	8.11 56	6.44 73	6.35 94	14.86 135	8.03 107	8.47 55	3.05 65		—
		GRE	7.89 49	6.33 34	9.95 44	7.60 61	6.79 82	7.77 123	7.47 95	8.60 43	1.45 53	1.56 54	

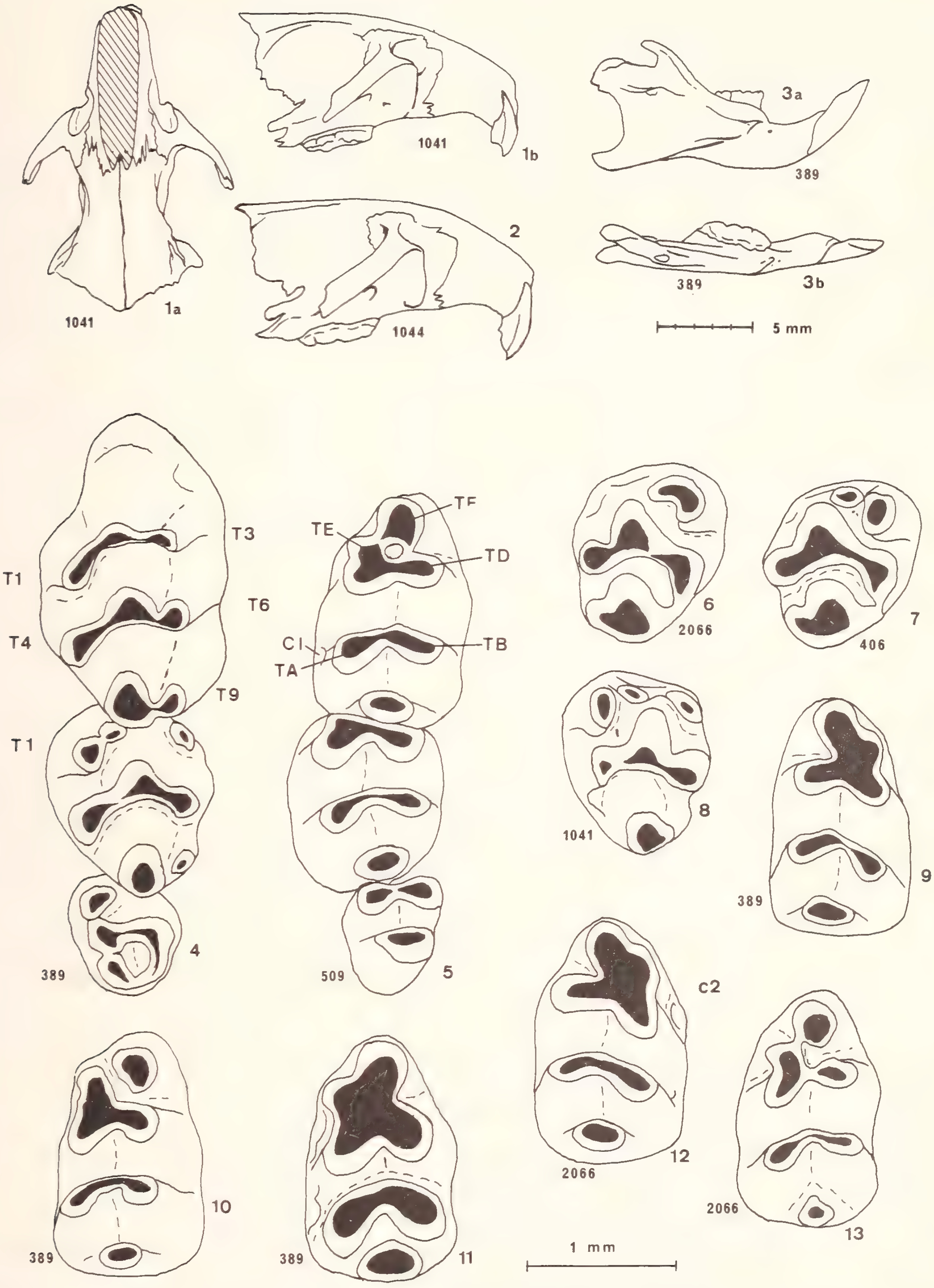

1041
1a
1041
1b
2
1044
3a
389
389
3b
5 mm
T1
T3
T4
T6
T9
T1
389
4
TE
TF
TD
C1
TA
TB
509
5
6
2066
7
406
8
1041
9
389
c2
10
389
389
11
1 mm
12
2066
2066
13

Plate 1: *Mus musculus* from Villaverde (Fuerteventura, Canary Islands). Skull and mandible: 1a, b — Dorsal and lateral view, EX V-1041; 2 — Lateral view of a larger specimen, EX V-1444; 3a, b — Lateral and occlusal view of the mandible, CV-389. Note the strong tubercle of the incisor root. Dentition: 4 — Upper tooth row, CV-389; 5 — Lower tooth row, CV-509. Isolated molars: M^2, 6 — EX V-2066; 7 — CV-406; 8 — EX V-1041. Note the double T1 in figs. 4, 7 and 8. M_1, 9, 10 and 11 — CV-389; 12 and 13 — EX V-2066. Note the small TE, the isolation of TF in the figs. 5, 10 and 13, and the accessory cusps c1 and c2 in the figs. 5, 11 and 12.

(91.8 %, Palomo et al. 1983). According to Orsini (1982), the notch is more frequent in *M. musculus domesticus* (96 %) than in *M. m. musculus* (75 %). The Villaverde population exceeds the high frequencies observed in *M. m. domesticus*.

Cusp of the lower M_1

The trilobed anterior part of the lower first molar differentiates *M. musculus* from the four-lobed morphology of *M. spretus* (and Eastern wild mouse species). The first anteroexternal cusp of M_1 (labial anteroconid, or TE) is reduced and poorly individualized in *M. musculus*; on the contrary, it is well developed and distinct from its surrounding cusps in *M. spretus*. Darviche (1978) noted that in *M. spretus* from North Africa this feature is pronounced.

In the 180 specimens from Villaverde the M_1 is trilobed and it has an extremely reduced TE (pl. 1, figs. 9—13). This character approaches undoubtfully our Canarian mouse to *Mus musculus*, and most probably to *M. m. domesticus*, that show this feature strongly marked (Orsini et al. 1983).

Besides this feature, the Villaverde population frequently (28 %) shows some small accessory cusps in the external valleys of the M_1 (c1 and c2, see pl. 1, figs. 5, 11, 12). These accessory cusps have been noted with some frequency in *M. spretus* (especially c1, see Darviche 1978; Orsini 1982; Darviche et al. 1982); its absence is considered the rule for *M. musculus*.

Size of bones and teeth

In spite of its variability, the size of the skeleton and teeth is a very interesting feature related to ecological and evolutionary factors. The species of mice differ clearly in this character, but ecological and geographical variation may overlap the taxonomic differences. This character is also the best documented in the literature (see above the warning observations).

We compared tooth size to the size of the limb bones. Using the skull size as a variable is not possible as skulls are scarce and/or broken in Villaverde. The size of the mandibula is not used either in this case, as this element hardly shows any variability. Table 5 shows the parameters of the distribution of several biometric variables: maximal length and width of the M^1 and M_1, maximal length of the upper and lower tooth row, humerus, radius, femur and tibia. For the sake of comparison, we have measured the length of some femurs from the head, without taking into account the first trochanter (Cabrera 1980). We have also measured the tibia without proximal epiphysis, as the majority of such bones were not ossified.

The size of *Mus musculus* is significantly larger than that of *M. spretus* and the other Eastern wild species of mice. This difference is apparent in the skull and body length, weight and limb bone length (Miller 1912; Cabrera 1914; Darviche 1978). However, the teeth and the femur are exceptions to that rule; they are significantly larger in *M. spretus* than in most of the populations of *M. musculus*. The different size of the teeth is revealed both in the length of the tooth rows, and in the length and width of the isolated molars.

The same geographical race may have significant differences in size, as e. g. *M. m. domesticus* in Northern and Southern France (Darviche et al. 1982). That has been

Table 5: Dental and postcranial measurements (in mm) of the Villaverde house mouse population.

VARIABLE	N	$\bar{x} \pm$ SE	SD	CV	Range	Observations
Length M^1	51	1.97±0.01	0.06	3.35	1.84– 2.12	
Width M^1	51	1.22±0.00	0.03	2.67	1.16– 1.3	
Length M_1	168	1.56±0.00	0.04	2.88	1.44– 1.72	
Width M_1	168	0.9 ±0.00	0.03	3.67	0.92– 1.08	
L. Upper tooth row	41	3.54±0.04	0.14	4.15	3.2 – 3.8	
L. Lower tooth row	77	3.2 ±0.02	0.09	3.01	2.96– 3.48	
L. Humerus	25	11.18±0.35	0.87	7.83	9.5 –12.3	
L. Radius	17	10.38±0.25	0.51	4.97	9.3 –11.5	
L. Femur	4	15.37±1.65	1.43	9.34	14.2 –17.5	Length to head
	56	14.54±0.32	1.21	8.35	12 –18.2	L. Max.
L. Tibia	11	18.00±0.51	0.80	4.47	17 –19	Ossified
	114	15.99±0.17	0.94	5.88	13.1 –18.1	No prox. epiphysis

explained as an ecotypic change related to a stronger commensalism in the Northern populations (Orsini 1982; Darviche et al. 1982). Recent island populations of mice show sometimes a shift in size. It is the case of e. g. *M. m. domesticus* from Faeroe Island (Miller 1912), from Corsica and, in a lesser degree, also from Sardinia (Orsini 1982). But in the majority of recent *Mus* populations of islands the size does not differ notably from continental ones (see Reichstein 1978; Sans Coma et al. 1979; Alcover 1979, 1980; Engels 1980), and it may have even a smaller size (*Mus spretus parvus* from Ibiza, see Alcover et al. 1985).

We have divided the study of the size into two parts: the tooth size, and the limb bone size.

Size of the molars

According to Gingerich (1980), the size of the molars in mammals is highly correlated with the body size, and this function has been largely used in evolutionary studies. Island mammals show some cases of inverse correlation: the body size may decrease in large mammals without any variation in tooth size (Sondaar 1986) and, on the contrary, the tooth size may apparently increase in small mammals with no changes in body size. This last process seems also related with a wild habitat in the case of the house mouse (Orsini 1982).

As we noted above, the molars of *Mus spretus* are relatively larger than those of *M. musculus* and, in many cases, even larger in absolute value. We have compared the length and width of the first molars in both species and in the Canarian mouse. Figs. 2 and 3 show the scatter diagram of these variables. The absolute value of molar size of the Villaverde house mouse is larger than that of both Western Mediterranean species, notably in the first upper molar. The first lower molar is wider, but not significantly longer. Some few specimens from the recent house mouse of Gran

Table 6: Dental measurements of various *Mus* populations taken from the literature.

	Upper tooth row				Lower tooth row			
	N	x̄	SD	Range	N	x̄	SD	Range
Mus spretus								
HUESCA	93	3.35	0.10	3.1−3.7	93	3.12	0.10	2.9−3.3
JAEN	24	3.40	0.10	3.2−3.6	24	3.16	0.12	3.0−3.3
MALAGA 1)	67	3.37	0.13	3.1−3.7	64	3.12	0.13	2.7−3.5
BADAJOZ	13	3.38	0.20	2.9−3.7	13	3.21	0.09	3.1−3.4
S. FRANCE 2)	53	3.49	0.11	3.3−3.9	49	3.20	0.08	3.0−3.4
N. AFRICA 3)	25	3.39	0.13					
M. m. domesticus								
I. MEDAS	73	3.18	0.10	3.0−3.4	72	2.99	0.09	2.8−3.8
BARCELONA 4)	25	3.17	0.10	3.0−3.3	24	2.98	0.09	2.8−3.2
ITALY 2)	15	3.35	0.15	3.1−3.7	14	2.97	0.10	2.8−3.1
S. FRANCE	81	3.40	0.13	3.2−3.7	77	3.02	0.08	2.8−3.2
N. AFRICA	10	3.51	0.13	3.3−3.7	9	3.01	0.09	2.9−3.2
CORSICA	17	3.64	0.13	3.4−3.9	27	3.14	0.08	3.0−3.3
N. FRANCE	38	3.60	0.16	3.3−3.9	16	3.19	0.07	3.1−3.3
W. GERMANY 3)	7	3.28	0.08					

1) Palomo et al. 1983, 2) Darviche 1978, 3) Engels 1980, 4) Sans Coma et al. 1979

Table 7: Comparison of the upper (UTR) and lower (LTR) toothrow size between the Villaverde house mouse and several other *Mus* populations. Each square shows the Student's test values and the degrees of freedom. NS = test is not significant.

UTR	LTR	VILL.	*M. spretus*		*M. m. domesticus*				
			HUE	S. FR.	I. MED.	S. FR.	N. AFR	CORS.	N. FR.
	VILL.		8.54 168	2.90 124	15.85 147	15.77 152	6.94 84	5.24 102	(2.28) 91
M. spretus	HUE.	8.48 132		4.92 140	8.38 163	7.19 168	3.29 100	N. S.	2.76 107
	S. FR.	N. S.	7.71 144		12.17 119	12.21 124	6.37 56	3.18 74	N. S.
M. m. domesticus	I. MED.	15.40 112	10.54 164	16.42 124		(2.01) 147	N. S.	7.06 97	7.60 86
	S. FR.	5.22 120	2.75 172	4.07 132	11.32 152		N. S.	6.72 102	7.91 91
	N. AFRIC.	N. S.	4.51 101	N. S.	9.29 81	(2.42) 89		4.19 34	5.53 23
	CORS.	(2.43) 56	10.20 108	4.76 68	15.94 88	6.67 96	(2.48) 25		2.16 41
	N. FRAN.	N. S.	10.38 129	3.82 89	16.47 109	6.99 117	N. S.	N. S.	

Table 8: Postcranial measurements of various *Mus* populations taken from the literature.

	M. spretus					*M. musculus*				
	LOC. AUT.	N	$\bar{x}$	SD	Range	LOC. AUT.	N	$\bar{x}$	SD	Range
HUMERUS	S.FRANCE1)	27	10.3	0.45	9.3−11.2	S.FRANCE1)	24	11.00	0.50	10 −11.5
	SPAIN	41	10.35	0.59	9.1−11.5	SPAIN2)	9	10.59	0.45	9.75−11.95
	MALAGA1)	439	9.92	0.41		CHIOS3)	14	10.5		
						G.CANARIA	3	11.1		10.56−11.4
RADIUS	SPAIN	58	10.28	0.70	8.4−11.7	SPAIN2)	9	10.09	0.67	8.80−11.25
						CHIOS3)	12	10.8		
						G.CANARIA	2	10.51		10.3 −10.8
FEMUR	S.FRANCE1)	27	13.5	0.72	12.8−15.2	S.FRANCE1)	24	13.1	0.70	11.2 −14.6
	SPAIN*	51	13.05	0.65	12.0−14.4	SPAIN2)*	11	13.42	1.04	12.05−15.35
	MALAGA4)	401	12.65	0.65		CHIOS3)	14	13.3		
						G.CANARIA	3	14.75		14.10−15.20
TIBIA	S.FRANCE1)	18	15.6	0.47	14.5−16.5	S.FRANCE1)	27	16.3	0.60	15 −16.9
	SPAIN	32	15.88	0.73	14.4−17.1	SPAIN2)	11	15.96	0.96	14.5 −17.75
	SPAIN*	29	15.34	0.95	13.8−17	CHIOS3)	11	15.9		
						G.CANARIA	1	18.2		

1) Darviche 1978, 2) Cabrera 1980, 3) Kock 1974, 4) España 1983, * incomplete bones (lack trochanter or epiphysis)

Canaria have also a larger molar size, intermediate between the largest *M. m. domesticus* — *M. spretus* molars and the Villaverde sample, which exceeds the size of all compared populations.

The length of the tooth row is much more frequently used for size studies. The comparison with the data from literature (tables 6 and 7) shows that the upper tooth row length in the Villaverde house mouse is significantly larger than that of most of the samples (only two cases exceed it in size) and it has the longest lower toothrow of all of them. The reason of the largest size of the lower toothrow in the Villaverde house mouse must be neccessarily the larger size of the M_2 and M_3, since the M_1, as we have seen above, is not significantly longer in the Villaverde mouse than in the other *Mus* populations.

The relation between tooth and body size is shown in fig. 4. According to this distribution, both variables are not highly correlated. *M. spretus* shows relatively larger teeth and shorter bodies than *M. musculus* from North Mediterranean populations. However, recent populations of *M. musculus* from Libya (Engels 1980), Corsica (Orsini 1982), and Gran Canaria (pers. obs.) show the *M. spretus* size pattern. The wild habitat reached by these house mouse populations has been related with this change in the size pattern (Orsini 1982).

The body size of the Villaverde house mouse cannot be obtained and must be inferred from the study of limb bones.

Size of the limb bones

We measured the maximal length of the humerus, radius, femur, and tibia in the Villaverde house mouse (table 5) and compared it with some other populations of

M. musculus and *M. spretus* (table 8). The estimation of the size may be obtained not only from the mean values, but also from the range, because the distributions are somewhat asymmetric. In general, the size of the limb bones, as that of the head and body, is larger in *M. musculus* than in *M. spretus*. The *M. musculus* population from Gran Canaria has a larger body size than that of the same species in Southern France, Spain, and Chios Island, but the size of the Villaverde house mouse limbs (table 5) is even larger than that of the recent Gran Canaria mouse. That is in agreement with the results of the tooth size comparison.

Special characters

Some peculiar features are observed in the Villaverde house mouse.

In the molar crown pattern, the T1 of the second upper molar is strongly developed, and it may be frequently double (pl. 1, figs 4, 7, 8); a small cusp near the T1 is then isolated in the anterior border of the crown.

In some cases the first lower molar presents an isolated anterior cusp (TF); a deep valley separates it from the next posterior cusp TD. The small anteroexternal TE may also be isolated or it may have a weak connection with TF. These features may persist in rather old individuals, but usually they disappear with wear.

The postcranial skeleton presents also a peculiar feature. Hind limbs are relatively longer than fore limbs, even with no data about metapods; the femur and tibia present an extreme elongation in relation to humerus and radius.

According to Cabrera (1980), the limb length ratio has an important functional value (LLR = length of the humerus plus radius divided by the length of the femur plus tibia, (LH + LR) / (LF + LT)). It allows the distinction between cursorial and fossorial rodents, with larger values of LLR ($\overline{x}$ = 0.77, SE = 0.03, Range: 0.723—0.850) on the one hand, and scansorial and jumping rodents with smaller values of LLR ($\overline{x}$ = 0.678, SE = 0.03, Range: 0.640—0.735) on the other. After studying the skeletons of 228 specimens belonging to 17 European rodent species, Cabrera (1980, p. 93) found highly significant differences in the LLR value of both groups, with almost no overlap among them. The arvicolids fit mostly in the first group (fossorial—cursorial); sciurids, glirids and murids belong to the second group (scansorial-jumping). *Arvicola sapidus* was excluded from both groups: its intermediate value ($\overline{x}$ = 0.722, SE = 0.01, Range: 0.699—0.747) may be related to its aquatic way of life.

Mus musculus domesticus has a LLR value of 0.714 according to Cabrera (1980) (N = 9, SE = 0,04). We measured the LLR value of 25 specimens of *M. spretus* from Spain, with a result of $\overline{x}$ = 0.719 (SE = 0.012). There are no differences in the LLR value between both species.

In the case of mixed skeletons, with no individual measurements of LLR available, only the mean value of this variable may be estimated from the mean length values of the isolated bones. In the populations quoted above, *M. m. domesticus* presents a mean LLR value of 0.698, and *M. spretus* 0.713. These estimations are then included in the confidence interval of the mean population values.

The Villaverde house mouse, as well as the recent Gran Canaria house mouse, have an index value lower than that of both species; in the fossil population, LLR is 0.652,

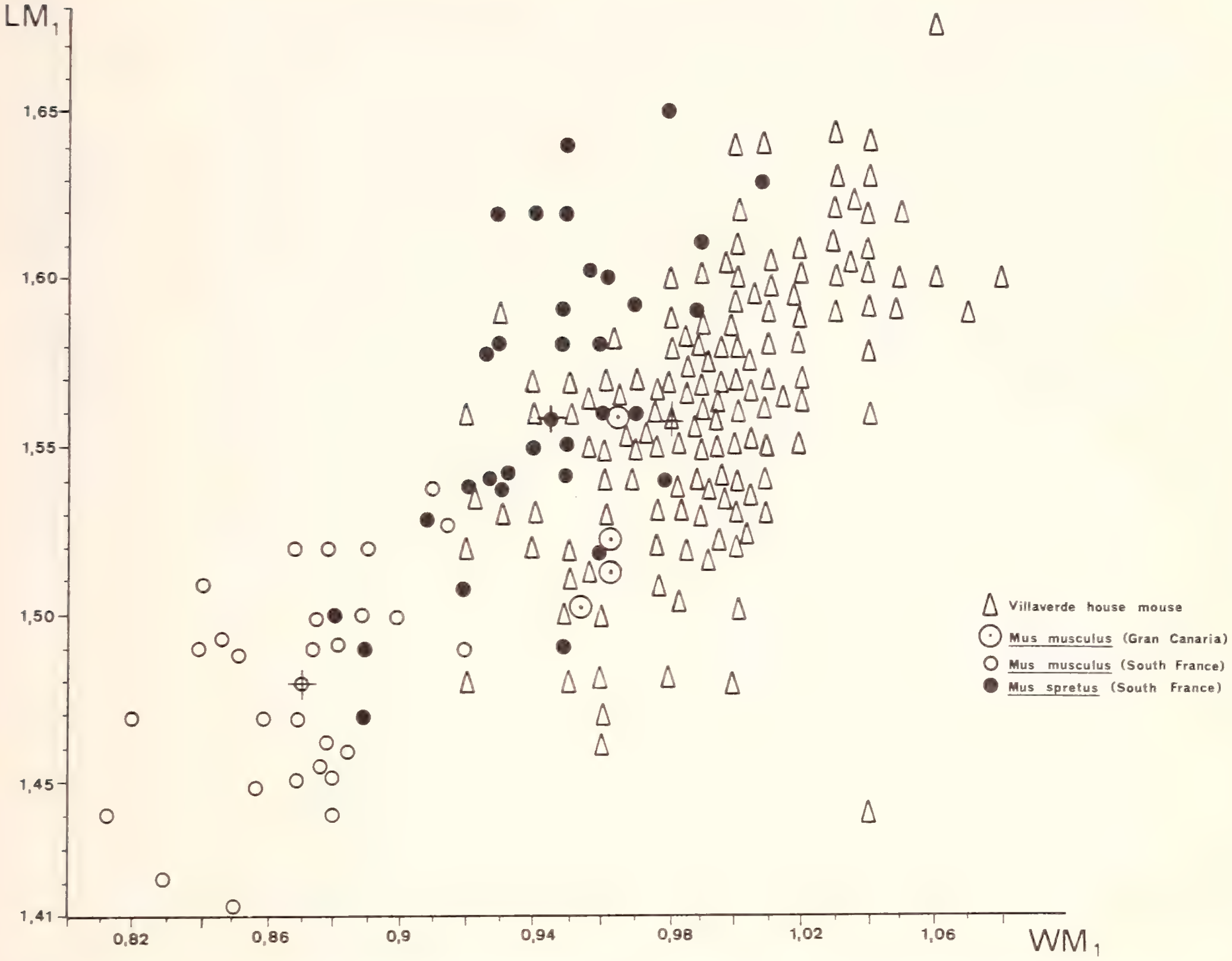


Fig. 2: Diagram showing the relation between the length and the width of the M_1 in different *Mus* populations. Measurements are in mm. Data of Southern France populations are from Darviche et al. (1982). Each cross indicates the mean of the population.

and in Gran Canaria it is 0.655. This difference is highly significant as it has been corroborated by statistical tests. This extremely high scansorial adaptation of the house mouse in the Canary Islands may be related to its wild life in the volcanic landscape. The '*malpais*' offers a very rough surface for small mammals, formed by blocks of lava with a large number of vertical planes, holes, and cliffs. Their movements may be frequent in vertical directions, and they may be favoured by lengthened hind limbs.

Results and conclusions

The characters studied in the Villaverde subfossil mouse population allow us to attribute it to the *M. musculus* species. There are no significant differences between the various levels of the site, and the whole population may be considered as homogeneous, even if there are more than 500 years between the oldest and the youngest sample.

The clearest features shared by continental and Villaverde *Mus musculus* are 1) the notch of the upper incisor, 2) the trilobed pattern of the M_1, 3) the straight profile of the zygomatic plate, and 4) the zygomatic foramen. Features 1 and 2 are particularly present in *M. m. domesticus*, (the Mediterranean house mouse), which frequently shows a notch and a strongly reduced TE in M_1; these two features approach the Villaverde house mouse to the subspecies *M. m. domesticus*.

However, two other features of the Villaverde *Mus* are shared by *M. spretus* and differ from *M. musculus*: The accessory cusps of the M_1, c1 and c2, and the teeth/body length ratio. The first character could be considered as a homoplasy. The second may be related to the wild habitat of these mice, just like the Corsica house mouse shown by Orsini (1982) and considered as an ecotypic variation.

Most of the characters of the Villaverde house mouse appear to be peculiar features of their own. The zygomatic coefficient differs significantly from the recent species of *Mus*. The M^2 shows a large even doubled T1; M_1 frequently has an

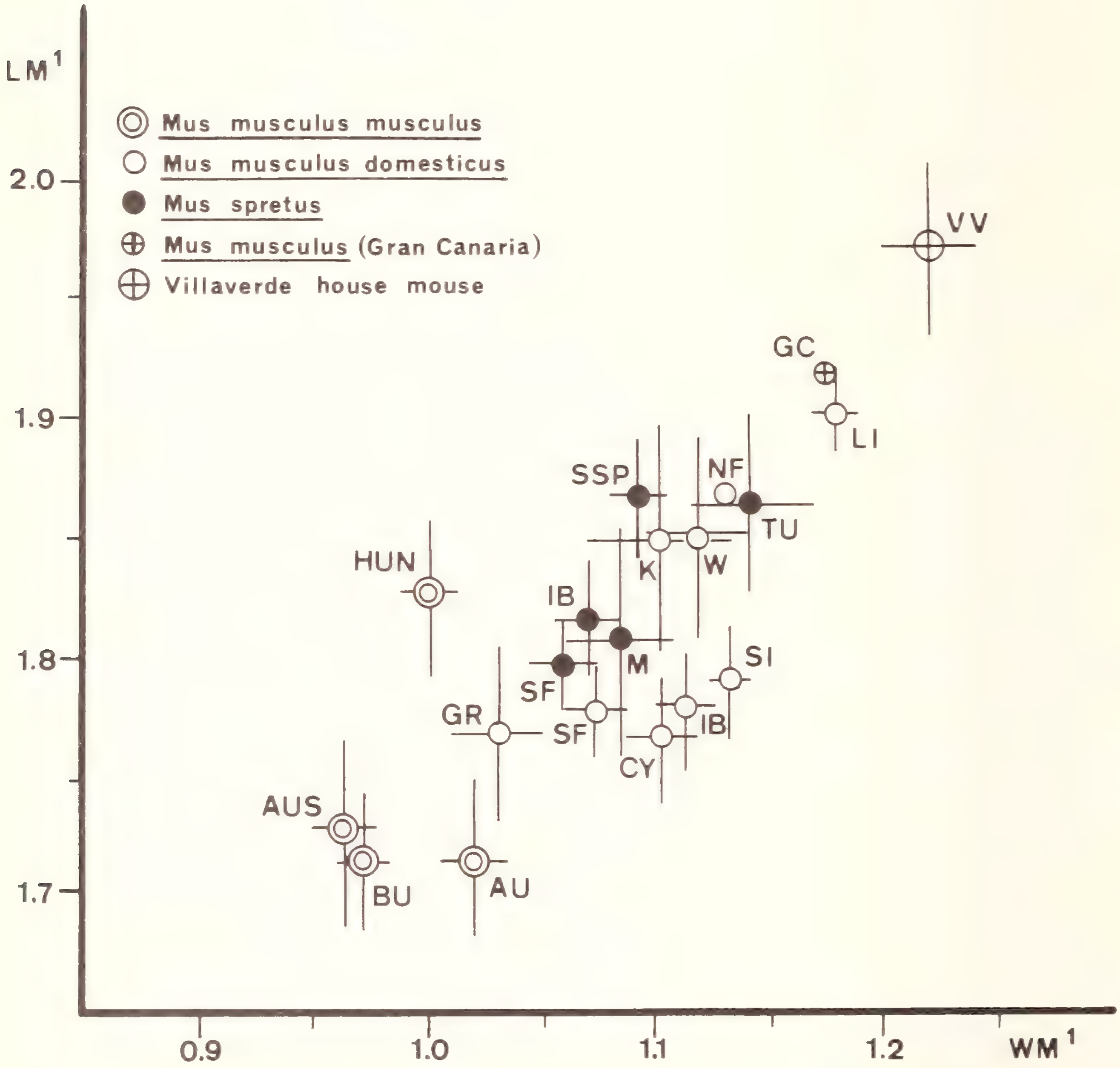


Fig. 3: Diagram showing the relation between the length and the width of the M^1 in different *Mus* populations. Measurements are in mm. AU: Austria, CY: Cyprus, IB: Iberian Peninsula, K: Kreta, LI: Libya, M: Morocco, SI: Sicily, SSP: South Spain, TU: Tunisia, W: West Germany (Engels, 1980); AUS: Austria, BU: Bulgaria, GR: Greece, HUN: Hungary, NF: North France, SF: South France (Orsini, 1982). Lines represent the confidence interval of the mean over each axis (mean ±2 standard error).

isolated TD. Finally, the hind limbs present an extreme elongation in relation with fore limbs. These characters differentiate the Villaverde house mouse from the other forms of mice used for comparison.

The two specimens available of the recent house mouse from Gran Canaria, resemble the Villaverde population. The only difference is the larger size of the subfossil mouse. The peculiar features of the subfossil population are also shared by the recent Canarian house mouse: the zygomatic coefficient, the larger tooth size in relation to body size, the relatively lengthened hind limb, etc. The scarcity of the recent Canarian mouse material prevents to extend the conclusion to other peculiar characters of the Villaverde mouse. The four osteological features shared by the Villaverde mouse and *Mus musculus* from the continent (notch, trilobed M_1, zygomatic plate and foramen) are also present in the recent Canarian mouse, plus the relation of the tail and head-body length. We may conclude that both Canarian mouse populations belong to the species *Mus musculus*, but differ in many features from all the subspecies described in Europe and North Africa.

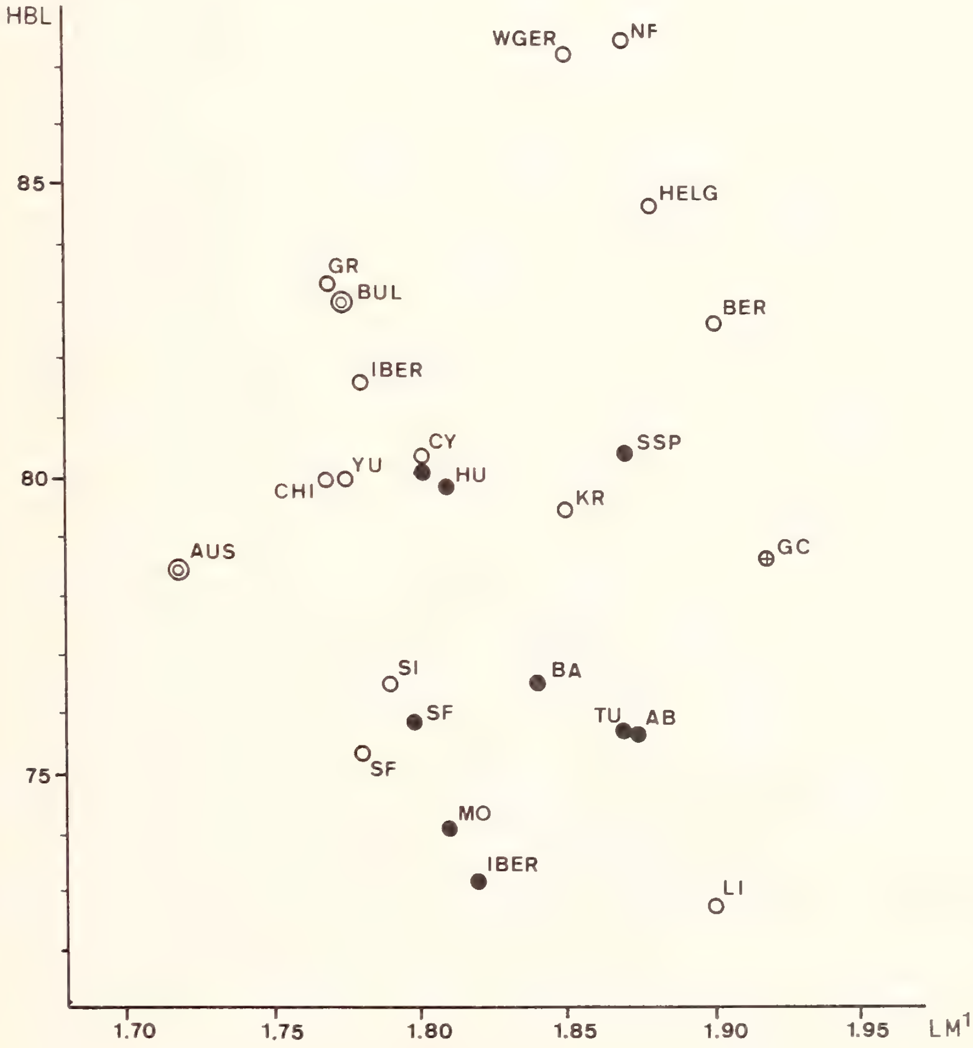


Fig. 4: Diagram showing the relation between tooth (LM^1) and body (HBL) size in several *Mus* populations. Measurements are in mm. CY: Cyprus, IBER: Iberian Peninsula, KR: Kreta, LI: Libya, MO: Morocco, SI: Sicily, SSP: South Spain, TU: Tunisia, WGER: West Germany (Engels, 1980); AB: Albacete, BER: Berlin, CHI: Cyprus, HELG: Helgoland, YU: Yugoslavia (Reichstein, 1978); AUS: Austria, BUL: Bulgaria, GR: Greece, NF: North France, SF: South France (Orsini, 1982); BA: Badajoz, HU: Huesca (Palomo et al. 1983). Symbols are equal to those in figure 3.

The differences between the Canarian semi-commensal mouse and the house mouse from the continent are more important than those between the two subspecies *musculus* and *domesticus.* It is probable that a subspecific differentiation occurred after the settlement of the Canary Islands by the commensal population of *Mus musculus,* and its spreading in the wild country. Its origin is nearer to *M. m. domesticus* than to *M. m. musculus,* and it may be related to the Iberian, to the Punic or to the North African human populations, which are hosts of that mouse subspecies.

The presence of *Mus musculus* ssp. in Villaverde before the human occupation of the cave is probable, because some specimens were present below the older archaeological level. The provenance of the mice in the sediments may be from owl pellets and other predators' activity. After human settlement in Villaverde, *Mus* becomes more and more abundant in the sediments (from 0.1 % in the pre-archaeological level, 1.6 % in level 3, to 6 % in level 2, and 24 % at the surface). Its provenance may be mainly related to bird predation, according to the following criteria:

1) Patchy spatial distribution of the microfaunal remains.
2) No spatial relations with ash and human activity places.
3) Broken braincases, typical for bird activity.
4) Association with shrews, *Tarentola,* and other small nocturnal vertebrates, frequent preys of owls. The reptile remains become gradually less frequent in the samples, whereas those of *Mus* keep increasing.

Some of the large mammals and middle size bones of birds were burned. The human predatory activity cannot be excluded to explain the provenance of the extremely rich microfaunal remains. But the murids, shrews and nocturnal reptiles, common in sediments before and after the human occupation appear to be mainly related to the activity of the predatory birds.

Acknowledgements

We are indebted to Mrs. F. Hernández and M. D. Sánchez, archaeologists of the Universidad Complutense, Madrid, for making us available the subfossil microfauna from Villaverde, and the data concerning the archaeological site. We thank Dr. L. F. López-Jurado, from the University College of Las Palmas, for loaning us the comparative material of the recent house mouse from Gran Canaria, and for relevant information. We gratefully appreciate the critical reading of the manuscript and the information from Dr. J. Gosálbez (Madrid) and Dr. R. Hutterer (Bonn). Dr. R. Daams (Madrid) improved the English text. Thanks are due to L. P. Ortega Gómez for his help with the drawings and to I. Perez for sorting the samples. This work has been sponsored by the CAICYT-CSIC project 608.211 "Evolución en condiciones de insularidad".

References

Alcover, J. A. (1979): Els mamifers de les Balears. — Ed. Moll, Palma de Mallorca, 195 pp.

— (1980): Small mammals subrecent faunas at mediterranean islands. 1. Cabrera island (Mammalia: Rodentia, Lagomorpha). — Boll. Soc. Hist. Nat. Balears 24: 71—84.

—, Gosálbez, J. & Orsini, P. (1985): *Mus spretus parvus* n. ssp. (Rodentia, Muridae): un ratolí nan de l'illa d'Eivissa. — Boll. Soc. Hist. Nat. Balears 29: 5—17.

Araña, V. & J. C. Carracedo (1978): Los Volcanes de las Islas Canarias. — Ed. Rueda, Madrid, 3 vol.

Axelrod, D. I. (1972): Ocean-floor spreading in relation to ecosystem problems. — In: Allen, R. T. & F. C. James (eds). A Symposium on Ecosystematics. — University of Arkansas, Fayetteville.

Carlquist, S. (1974): Island Biology. — Columbia University Press, New York.

Bonhomme, F., J. Catalan, S. Gerasimov, P. Orsini & L. Thaler (1983): Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. I. Génétique. — Z. Säugetierkunde 48: 78—85.

— (1986): Evolutionary Relationships in the genus *Mus*. — Current Topics in Immunology, 19—34 pp.

Britton, J., N. Pasteur & L. Thaler (1976): Les souris du Midi de la France: caractérisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. — C. R. Acad. Sc. Paris (Série D) 283: 515—518.

Cabrera, A. (1911): Un nuevo ratón de Marruecos. — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid 11: 554—556.

— (1914): Fauna Ibérica. Mamíferos. — Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 441 pp.

— (1923): Sobre algunos ratones marroquíes. — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid 23: 429—432.

Cabrera, M. (1980): Estudio morfológico, biométrico y funcional del esqueleto locomotor de los roedores ibéricos. — Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Madrid, 115 pp.

Carrascosa, M. C. (in press): Caracterización del hábitat de *Mus spretus* en la zona centro de la Península Ibérica. — Misc. Zool.

Cuscoy, L. D. (1983): Las Canarias Prehispánicas. — Historia 16 85: 42—50.

Darviche, D. (1978): Approche morphologique et biométrique de la biosystématique à la lumière de la génétique biochimique des populations. Application aux genres *Mus* et *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Thèse 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 134 pp.

— & P. Orsini (1982): Critères de différentiation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. — Mammalia 46: 205—217.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. — British Museum, London.

Engels, H. (1980): Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmäusen (Genus *Mus* L.) aus dem Mittelmeergebiet. — Z. Säugetierkunde 45: 366—375.

Garralda, M. D., F. Hernández & D. Sánchez (1981): El enterramiento de la cueva de Villaverde (La Oliva, Fuerteventura). — Anuario de Estudios Atlánticos 27: 673—690.

Gingerich, P. D. (1980): Evolutionary patterns in early Cenozoic mammals. — Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 8: 407—427.

Hernández Hernández, F. & M. D. Sánchez Velázquez (1986): Fuerteventura: Estado de la cuestión con especial referencia a la cueva de Villaverde. — Congreso de Cultura de Canarias, Sec. Arq. Prehistoria, Publ. Gobierno Autónomo Canarias.

Hutterer, R., L. F. López-Jurado & P. Vogel (1987): The shrews of the eastern Canary Islands: a new species (Mammalia: Soricidae). — J. Nat. Hist. 21: 1347—1357.

Kock, D. (1974): Zur Säugetierfauna der Insel Chios, Ägäis. — Senckenbergiana biol. 55: 1—19.

Marshall, J. T. (1977): A synopsis of Asian species of *Mus* (Rodentia, Muridae). — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 158: 175—219.

Martín, A., R. Hutterer & G. B. Corbet (1984): On the presence of shrews (Soricidae) in the Canary Islands. — Bonn. Zool. Beitr. 35: 5—14.

Martín de Guzmán, C. (1978): Dataciones C-14 para la Prehistoria de las Islas Canarias. — In: C-14 y Prehistoria de la Península Ibérica. — Fundación Juan March, Serie Universitaria, 77, Madrid.

Meco Cabrera, J., F. Hernández & D. Sánchez Velázquez (1982): La cueva de Villaverde (Fuerteventura) y su mastología (Nota preliminar). — Libro homenaje a Jesús Arencibia, Servicio de Publicaciones de la Escuela Universitaria de Formación del Profesorado de E. G. B. de Las Palmas, Las Palmas de Gran Canaria, 187—194 pp.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. — British Museum, London, 1019 pp.

Onrubia Pintado, J. (1987): Les cultures préhistoriques des Iles Canaries. État de la question. — L'Anthropologie (Paris) 91: 653—678.

Orsini, P. (1982): Facteurs régissants la répartition des souris en Europe: Intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. — Thèse 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 134 pp.

—, J. Cassaing, J. M. Duplantier & H. Croset (1982): Premières donées sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty dans le midi de la France. — Rev. Ecol. (Terre Vie) 36: 321—336.

—, F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset, S. Gerasimov & L. Thaler (1983): Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. II. Critères d'identification, répartition et caractéristiques écologiques. — Z. Säugetierkunde 48: 86—95.

Palomo, L. J., M. España, M. J. López-Fuster, J. Gosálbez & V. Sans-Coma (1983): Sobre la variabilidad fenética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Península Ibérica. — Misc. Zool. 7: 171—192.

Reichstein, H. (1978): *Mus musculus* Linnaeus, 1758. Hausmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.) Handbuch der Säugetiere Europas. — Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.

Rey, J. M. (1975): Notas sobre la alimentación de *Asio otus canariensis* en Tenerife (Canarias). — Ardeola 21 (esp.): 415—420.

Sans-Coma, V., M. J. López-Fuster & J. Gosálbez (1979): Über die Hausmaus *Mus musculus* L., 1758, auf der Insel Meda Grossa, Katalonien, Spanien. — Säugetierkdl. Mitt. 27: 107—113.

Santos Guerra, A. (1977): Naturaleza Canaria. — In: Hernández, P. H. (ed.) Natura y Cultura de las Islas Canarias. — Santa Cruz de Tenerife, Aula Cultura de las Islas Canarias, 95—138 pp.

Schwarz, E. & H. K. Schwarz (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linnaeus. — J. Mamm. 24: 59—72.

Sondaar, P. Y. (1986): Individual changes and their impact on evolution; Island Mammals and Horses. — Coll. Int. Ontogenese and Evolution, Dijon, 427—451 pp.

Thomas, O. (1896): On a wild living mouse of the *Mus musculus* group in Portugal. — Zoologist, 3rd Serie, 20: 137—139.

M. C. Carrascosa y N. López-Martínez, Dpto. Paleontología, Fac. Ciencias Geológicas, Universidad Complutense, Ciudad Universitaria, 28040-Madrid, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 257—262	Bonn, August 1988

Buchbesprechungen

Görner, M. & H. Hackethal (1988): *Säugetiere Europas.* — Mit 225 Farbabb. von W. Leuck und 247 Schwarzweißzeichn. von E. Tanger, 371 S. — Ferdinand Enke, Stuttgart (zugleich erschienen im Neumann Verlag, Leipzig, und bei dtv, Stuttgart).

Europäische Säugetierführer schießen derzeit wie Pilze aus dem Boden und entsprechend hart ist offenbar die Konkurrenz auf dem Markt. Gegenüber den meisten anderen Führern hat diese Neuerscheinung den Vorzug, daß ihr geographischer Rahmen sehr weit gesteckt ist; Europa reicht hier bis zum Ural. Als Folge enthält das Buch eine Reihe von osteuropäisch/asiatisch verbreiteten Arten, die in keinem anderen Führer auftauchen. So zum Beispiel die Steppenlemminge, Mull-Lemminge, Rennmäuse, Pferdespringer und Springmäuse. Deren Auswahl ist allerdings recht willkürlich, viele andere Arten wurden weggelassen, wie beispielsweise *Mesocricetus raddei.* Selbst die Robbe des Kaspischen Meeres (*Phoca caspica*), die ausschließlich innerhalb des gesteckten Rahmens vorkommt, fehlt.

Insgesamt werden 209 Arten behandelt, darunter auch einige Neueinbürgerungen. Nach einleitenden Kapiteln über Kennzeichen der Säugetiere, technische Hinweise, Tiergeographie, Säugetierschutz, Spuren und einer systematischen Übersicht werden die einzelnen Arten in kleinen Kapitelchen abgehandelt, begleitet von Verbreitungskarten und Abbildungen, die das Erkennen der Arten erleichtern sollen. Erklärungen von Fachausdrücken, eine Literaturliste und ein Register schließen das Werk ab.

Besonderes Lob verdienen die Farbabbildungen von Wolfgang Leuck. Wer weiß, wie schwierig es ist, kleine Säugetiere naturgetreu zu zeichnen, der wird seine Leistung sehr hoch einschätzen.

Inhaltlich ist leider einiges zu bemängeln. Unbetroffen bleibt davon der Teil über die Fledermäuse, der gut durchgearbeitet ist. Die übrigen Gruppen, vor allem Insectivora, Lagomorpha, Rodentia und Carnivora, aber auch Artiodactyla, fallen schon dadurch auf, daß bei ihren Verbreitungskarten der Bereich Kleinasien bis Kaukasus nicht ausgefüllt wurde, obwohl es an Daten aus diesem Gebiet nicht mangelt. Einige Karten sind auch da fehlerhaft, wo sie ausgefüllt wurden; so fehlt beispielsweise das Vorkommen der Schneemaus im Apennin. Besonders bei den Spitzmäusen macht sich bemerkbar, daß der entsprechende Band des „Handbuch der Säugetiere Europas" noch nicht erschienen ist. Als Folge davon zeigt keiner der auf dem Markt befindlichen Säugetierführer korrekte Verbreitungskarten für diese Gruppe.

Auch bei den als Bestimmungshilfen gedachten Zeichnungen haben sich Fehler eingeschlichen. Auf S. 64 sind die Abbildungen der Gelenkflächen von *Sorex* und *Crocidura* untypisch, die Abbildung auf S. 206 zeigt zwei Gaumenformen von *Clethrionomys rufocanus* und keineswegs ein Trennungsmerkmal von *C. rufocanus* und *C. glareolus*, und der auf S. 219 abgebildete M^2 von *Microtus guentheri* ist in dieser Ausformung in Europa eine seltene Erscheinung und nicht, wie im Text suggeriert wird, ein diagnostisches Merkmal. Von den auf S. 217 abgebildeten 6 Molaren der Feldmaus zeigt nur einer das Simplex-Muster, nicht wie angegeben alle sechs (man vergleiche mit den Vorlagen im „Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/I"). Bei der Schneemaus ist der 1. untere Molar an seiner Vorderkappe einfach ausgebildet, nicht der 1. obere Molar, und schließlich ist die Abbildung der M_1 von der Nordischen Wühlmaus auf S. 223 falsch orientiert, das rostrale Zahnende ist unten. Generell fällt bei den Nagetieren auf, wie unverhohlen aus dem „Handbuch der Säugetiere Europas" abgezeichnet wurde. Sogar Hinweispfeile wurden übernommen, obwohl weder im Text noch in den Bestimmungsschlüsseln darauf eingegangen wird. Warum bei einigen Arten Details wie die Schmelzschlingenvariabilität eines Backenzahnes abgebildet wurden und bei anderen Arten nicht einmal eine Schädelansicht (z. B. bei Eichhörnchen, Feld- und Erdmaus, Reh), bleibt das Geheimnis der Verfasser. Hier wäre auf jeden Fall ein eigenes, durchgängiges Abbildungskonzept von Vorteil gewesen.

In der Systematik der Säuger vertreten die Autoren einen konservativen Standpunkt, den nicht alle Theriologen teilen werden. Für die Fledermäuse gilt dies wiederum nicht, weil hier über die Definitionen der Arten bereits ein weitgehender Konsens besteht. Anders bei den übrigen Ordnungen; hier vermißt man *Talpa occidentalis*, *Talpa stankovici*, *Sorex caucasicus*, *Sorex raddei*, *Crocidura lasia* (andererseits ist *C. gueldenstaedti* zu streichen), *Lepus castroviejoi*, *Lepus granatensis*, aber auch *Capreolus pygargus* und die gegenwärtig diskutierte Aufspaltung der Gemsen (*Rupicapra*) in mehrere Arten. Daß so auffällige Arten wie *Dryomys laniger*, *Allactaga euphratica*, *Microtus gud* und *Prometheomys schapovnikovi* fehlen, liegt wohl an der eingangs erwähnten geographischen Bearbeitungslücke. Dies ist um so bedauerlicher, als die Türkei der Europäischen Gemeinschaft assoziiert ist und für Biologen ein beliebtes Reiseziel darstellt.

Das Buch hätte ein großer Wurf werden können, wenn der gesteckte Rahmen konsequent ausgefüllt und wenn die Bearbeitung der Nicht-Chiropteren mit größerer Sorgfalt vorgenommen worden wäre. Vielleicht kann dies das Ziel einer zweiten Auflage sein.

R. Hutterer & P. Boye

Klima, M. (1987): *Early development of the shoulder girdle and sternum in marsupials (Mammalia: Metatheria).* — Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology 109, 91 S., 33 Abb. — Springer, Berlin.

Der Autor untersuchte die Entwicklung von Schultergürtel und Brustbein bei Beuteltieren. Als Materialgrundlage diente ihm die von J. P. Hill zusammengetragene Kollektion von Embryonalstadien, die sich heute in dem Hubrecht Laboratorium in Utrecht befindet. Ergänzende Studien wurden an Skelettmaterial verschiedener Museen vorgenommen. Mit über 100 Schnittserien von 11 Beuteltieren ist Klimas Untersuchung die bisher vollständigste ihrer Art. Die Morphogenese des Schulterapparates wird ausführlich beschrieben und mit den Verhältnissen bei den Monotremen (Prototheria) und den höheren Säugern (Eutheria) verglichen. Es ergibt sich der interessante Befund, daß bei den Beutlern (Metatheria) der Schultergürtel in der Embryonalphase dem der Prototheria gleicht, nach der Geburt sich aber den Verhältnissen nähert, wie sie bei den Eutheria vorliegen. Dies betrifft vor allem einen massiven knöcherigen Bogen, der vom Schultergürtel zum Brustbein zieht und der nach der Geburt zurückgebildet wird. Seine Funktion scheint in der Unterstützung der Vorderextremitäten zu bestehen, die bei neonaten Beutlern bereits weit entwickelt sind, während die Hinterextremitäten noch kaum ausgebildet sind. Nach Ansicht des Verfassers besteht ein funktioneller Zusammenhang mit der speziellen Geburtssituation bei den Beuteltieren, in der das Neugeborene unmittelbar nach der Geburt eine erhebliche Wegstrecke von der Geburtsöffnung bis in den Beutel zurücklegen muß, wofür die Vorderextremitäten gebraucht werden.

In die Freude über diese in Inhalt und Präsentation vorbildliche Arbeit fällt leider ein Wermutstropfen, denn der enorm hohe Preis wird wohl ihrer Verbreitung im Wege stehen.

R. Hutterer

Schulze, G. (1987): *Die Schweinswale.* — Die Neue Brehm-Bücherei 583. 167 S. mit 116 Abb., A. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.

Die Schweinswale kamen noch vor wenigen Jahrzehnten in großer Zahl an den europäischen Meeresküsten vor — heute sind sie vom Untergang bedroht. Der Autor hat als Mitarbeiter des Meeresmuseums Stralsund diese erschreckende Entwicklung aus eigener Anschauung verfolgen können. Er legt nun ein in verständlicher Sprache geschriebenes Kompendium über die Familie der Schweinswale (Phocoenidae) vor, das dem interessierten Leser mehrere Jahre an Literaturrecherchen erspart und über alle wesentlichen Aspekte informiert. Das Hauptgewicht der Darstellung liegt bei *Phocoena phocoena*, dem am weitesten verbreiteten Schweinswal. Exemplarisch werden die Erforschungsgeschichte, die Anatomie, Biologie und Gefangenschaftshaltung beschrieben. Zahlreiche instruktive Abbildungen begleiten diesen Teil, der die ersten 120 Seiten einnimmt. Danach folgen Informationen über 8 weitere Arten der Gattungen *Phocoena*, *Phocoenoides* und *Neophocaena*, über die zum Teil sehr wenig bekannt ist. Einige Arten sind erst in den letzten Jahrzehnten beschrieben worden. Gerade an diesem kurzen Abschnitt wird deutlich, wie wenig man über manches Meeressäugetier weiß, und wieviel Probleme sich noch in den Weltmeeren verbergen. Daß die bereits bekannten, aber weit verstreuten Informationen in diesem übersichtlichen Büchlein zusammengefaßt wurden, ist sehr zu begrüßen.

R. Hutterer

Czernay, S. (1987): *Die Spiesshirsche und Pudus.* — Neue Brehm-Bücherei 581. 84 S. mit 44 Abb., A. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.

Das Buch gibt eine handliche Zusammenfassung der Literatur über die neotropischen Hirschgattungen *Mazama* und *Pudu* mit insgesamt 8 behandelten Arten, ergänzt durch eigene Erfahrungen des Autors in der Zoohaltung dieser Tiere. Auch ein großer Teil des Bildmaterials zeigt Lebendaufnahmen aus der Zoohaltung. Spießhirsche und Pudus sind scheue Bewohner der tropischen Wälder und aus diesem Grunde wenig untersucht. Die Artabgrenzung der südamerikanischen Arten ist teilweise noch umstritten und ihre Lebensweise weitgehend unbekannt. Viele biologische Daten wurden deshalb erst durch die Haltung und Beobachtung in Zoologischen Gärten gewonnen. Alles bisher Bekannte wird in den einzelnen Artkapiteln aufgeführt. Dann folgen die Kapitel „Bedeutung für den Menschen", „Gefangenschaftshaltung" und „Status in den Heimatländern und Schutzmaßnahmen". Insgesamt eine nützliche Übersicht über eine wenig beachtete Säugetiergruppe, die die Tradition der Neuen Brehm-Bücherei aufs beste fortsetzt.

R. Hutterer

Beninde, J. (1988): *Zur Naturgeschichte des Rothirsches.* — Reprint der Originalausgabe von 1937, mit einer Einführung von G. Volquardts. xi + 223 S., 37 Abb. Parey, Hamburg und Berlin.

Diese grundlegende Studie über *Cervus elaphus* erschien im „Zentralblatt für Kleintierkunde und Pelztierkunde" und zugleich in der Reihe „Monographien der Wildsäugetiere". Beide Schriftenreihen sind heute nur noch in Fachbibliotheken einzusehen und dem größeren Leserkreis unzugänglich. Es ist daher zu begrüßen, daß der Verlag Parey jetzt diese Reprintausgabe anbietet. Das Werk orientiert umfassend über die Paläontologie, Morphologie und Biologie des Rothirsches. Der Verfasser war als Forstmeister tätig und hatte außerdem große Kenntnisse über die eiszeitlichen Hirsche Europas. Sein umfassendes Wissen kam dem Werk damals zugute und macht es heute noch lesenswert.

R. Hutterer

Löhle, K. & U. D. Wenzel (1987): *Kaninchen und Edelpelztiere von A bis Z.* — 308 S. mit zahlr. Abb. und Tab. — J. Neumann-Neudamm, Melsungen.

Dies ist ein Lexikon für Halter und Züchter von Kaninchen und kleineren Pelztieren bis Fuchsgröße. Von „Aalstrich" bis „Zwischenfrucht" findet der Leser eine Fülle von Stichworten, unter denen er kurz und knapp, manchmal aber auch über mehrere Seiten informiert wird; so z. B. über „Krankheiten" (20 S.), „Mutationsnerze" (7 S.) oder Fellqualität (6 S.). Eingestreute Tabellen und Abbildungen ergänzen die Texte. Zahlreiche Pfeile verweisen auf ähnliche Begriffe und erleichtern so die Orientierung. Ein in Format und Aufmachung handliches Buch für den Praktiker.

R. Hutterer

Dallmann, M. (1987): *Der Zaunkönig Troglodytes troglodytes.* — Die Neue Brehm-Bücherei 577. 95 S., 57 Abb., Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.

Wer sich eingehend über den Zaunkönig informieren möchte, dem ist diese Monographie zu empfehlen. Manfred Dallmann hat im Rahmen von Populationsuntersuchungen des Max-Planck-Instituts für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell, in den Jahren 1974—1984 die Lebensweise des Zaunkönigs auf 5 Probeflächen im Raum Metzingen, Landkreis Reutlingen/Baden-Württemberg, untersucht. Fast 2000 Nestkarten wurden ausgewertet und 2248 Nestlinge beringt. Dementsprechend nimmt die Brutbiologie einen breiten Raum ein. Die höchste Brutdichte fand Dallmann im Bereich von Bächen in Mischhochwäldern. Größere Kapitel sind ferner der Beschreibung der Art, den Lautäußerungen, dem Verhalten, sowie Zug, Überwinterung und Beringung gewidmet. Das letzte Kapitel enthält eine Anleitung über die Haltung des Zaunkönigs in Gefangenschaft, da verhältnismäßig häufig verletzte oder ausgehungerte Zaunkönige in Menschenhand gelangen und nach den vorliegenden Ratschlägen zur Pflege die Möglichkeit besteht, sie zu retten. Neben seinen feldornithologischen Studien hat der Verfasser auch die speziellen Veröffentlichungen gesammelt; die Arbeit schließt mit einem Literaturverzeichnis von über 200 Titeln.

K. Jaschke

Pätzold, R. (1987): *Die Ohrenlerche Eremophila alpestris.* Unter Mitarbeit von Tilo Nadler. — Die Neue Brehm-Bücherei 586. 144 S., 89 Abb. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.

Die als Durchzügler und Wintergast bei uns vorkommende Ohrenlerche ist fast über die gesamte Holarktis verbreitet. Trotzdem gab es bisher keine umfassende Darstellung dieser Vogelart. Pätzold hat sich nun nach seinen Monographien über Feldlerche, Heidelerche und Haubenlerche dieser attraktiven Lerche angenommen, das weit verstreute Schrifttum über sie zusammengetragen und mit seinem eigenen Wissen ergänzt. So ist unter Mitarbeit von Nadler eine umfassende Bearbeitung der Ohrenlerche entstanden, in der Feldornithologen und Avifaunisten ebenso wie Morphologen und Ethologen eine Fülle wertvoller Daten finden können.

Nach Kapiteln über das rezente Areal, die Arealgeschichte und einer allgemeinen Beschreibung der Morphologie folgt eine ausführliche Darstellung der Unterarten und ihrer Verbreitung (Nadler). Dabei werden die Formen der Gebirge Marokkos (ssp. *atlas*) und des Libanon (ssp. *bicornis*) als Unterarten von *Eremophila alpestris* aufgefaßt.

Erfreulich ist der Abschnitt über Morphologie und Anatomie, denn hier werden neben vielen Maßen auch einige Skelettmerkmale angegeben und mit der Gattung *Alauda* verglichen. Leider sind die zugehörigen Abbildungen etwas skizzenhaft geraten und die Schädelzeichnung wirkt zu technisch. Demgegenüber sind die Zeichnungen von Federn der Ohrenlerche viel besser und stellen eine wertvolle Hilfe bei der Bestimmung von Rupfungen dar. Einen breiten Raum nehmen ökologische und ethologische Themen wie Ernährung, Bewegungsweisen, Lautäußerungen (Nadler), Fortpflanzung und Jungenentwicklung ein. Dabei werden auch viele Informationen über den Jahresablauf im Leben der Ohrenlerchen mitgeteilt, die schließlich mit den Kapiteln über Mauser, Zug und Überwinterung abgerundet werden.

Einen besonderen Höhepunkt des Buches stellt der letzte Abschnitt über Aufzucht und Haltung in menschlicher Obhut dar. In ihm schildert Pätzold seine Beobachtungen und Erfahrungen mit einer aus dem Vitoschagebirge stammenden Ohrenlerche, die er über sieben Jahre hielt. Hier wird dem Leser deutlich, wie man aus einer engen Beziehung zu einem Tier eine Begeisterung für die Art schöpfen kann, ohne die eine so gelungene Monographie nicht zu erstellen wäre.

P. Boye

Schmidt, E. & T. Farkas (1987): *Der Steinrötel Monticola saxatiles.* — Die Neue Brehm-Bücherei 478. 104 S., 59 Abb., 2. erw. Aufl., Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.

Der Text des Buches ist in 8 Abschnitte aufgeteilt, zu denen noch das sehr umfangreiche Literaturverzeichnis kommt. Abschnitt 1 führt die Synonyme und Namen in anderen Sprachen auf. Abschnitt 2 bringt die Verbreitung in der ganzen Alten Welt, wobei der große Rückgang des Bestandes, vor allem auch gerade in Deutschland, deutlich gemacht wird (heute nicht mehr Brutvogel!). Im dritten Abschnitt wird ausführlich auf die Struktur des Biotopes eingegangen (hierzu zahlreiche Aufnahmen): Trockene, mit Fels oder Geröll bedeckte Hänge, Steinbrüche, Weingärten, Burgruinen. Enge Anpassung an das Klima (9°C-Jahresisotherme). Brutgebiete, z. B. in der Schweiz, abgebildet. Von Gebieten mit hohen Niederschlägen werden nur solche mit langen Trockenperioden im Sommer besiedelt! Höhenverbreitung optimal 2000—2500 m. Vogelarten, die oft oder seltener im gleichen Lebensraum angetroffen werden (in Mitteleuropa etwa 16). Charakteristische Nestplätze — Spalten, Höhlen und Löcher in Gebäuden. Der vierte Abschnitt bildet den Schwerpunkt der Arbeit: Brutbiologie und Gesangsverhalten. Der Hauptautor bringt: Bezeichnung der einzelnen Gesangtypen, Wahl des Reviers und Studien des Verhaltens beim Singen, z. B. Balzfluggesang, Signalgesang, dann artfremde Gesangmotive, die Balz mit verschiedenen Bewegungen und mit Beteiligung des Gefieders. Ferner Nestbau („unordentlich") und Eier (Farbe, Zahl, Größe). In der Brutzeit leiser, unterhaltender „bauchrednerischer" Gesang des Männchens (anatomische Erklärung „doppeltönigen Singens"). Fütterung, Mauser und Bewegungen der Jungen. Hier folgen sorgfältige Beobachtungen der Steinrötel im Vinschgau von 520 m—1494 m (Reschenpaß) von Frau H. Auzinger, über viele Jahre. Es werden Gesangtypen nach Stimmung und Tageszeit unterschieden, Imitationen anderer Vögel und die Zugehörigkeit der Gesänge nach der Verwandtschaft der Populationen erkannt. Es gibt „Sängerwettstreite"! Am Schluß die Frage, weshalb die Singflüge immer seltener werden. Danach folgt H.-W. Helb mit einer Reihe eindrucksvoller graphischer Darstellungen (Sonagramme) von Steinrötelrufen und Gesängen mit den hineingenommenen Strophen und Motiven der anderen Vogelarten der

Umgebung (z. B. Tafel 4: Der Buchfink als Imitationsvorbild des Steinrötels. Oder Tafel 5: Der Ortolan als Imitationsvorbild und viele andere). Der 5. Abschnitt befaßt sich mit dem Zug: Familienverbände, Mauser im Winterquartier, Nachtzug als Regel, Überwinterungsquartiere: Für die Brutvögel des Westens — Sudan und Ostafrika, ähnlich Weißstorch und Nachtigall. Es folgen viele Daten über Durchzügler nach Gebiet und Zeit. Kapitel 6 bringt eine sehr ausführliche Aufarbeitung der Literatur über die Fragen nach Variation und Unterarten der ganzen Superspezies, und Vergleiche mit den nahverwandten „Waldmerlen" führen zu einer breiten Diskussion zur Taxonomie und Evolution. Die „rückständigste" Form der Steinrötel, *Monticola rufocinereus,* wird als Basis der Superspecies angesehen. Über die Nahrung wird im 7. Abschnitt alles zusammengetragen, was beobachtet wurde. Den größten Teil nehmen die Insekten ein, hinzu kommen Beeren und Früchte, sowie, z. B. in Ungarn, kleine Schlangen und Frösche. Es wird über die Methoden des Fanges der Beutetiere berichtet. Im letzten Kapitel wird die kleine Zahl der Feinde des Steinrötels angeführt (Iltis, Wiesel, Fuchs, Smaragdeidechse) und die Ursache der extremen Minderung der Bestände: Ausnehmen der Gelege, Sprengungen in Steinbrüchen, Vogeljagd trotz Verboten, Vergiftung durch Pflanzenschutzmittel und Zunahme der Siedlungen in Brutgebieten. Die Abbildungen der Vögel im Buch wären alle in Farbe zu wünschen wie das schöne Bild auf dem Buchdeckel.

E. von Lehmann

Kaltenbach, T. & P. V. Küppers (1987): *Kleinschmetterlinge — beobachten, bestimmen.* — 288 S., ca. 260 meist farbige Abb., 11 Zeichnungen im Text. Verlag J. Neumann-Neudamm, Melsungen.

Die Zahl der Naturführer über Schmetterlinge ist mittlerweile Legion, allerdings beschränken sie sich fast ausschließlich auf die Darstellung unserer Tagfalter. Bücher über die größeren Nachtfalter, also Spinner, Schwärmer, Eulen und Spanner kann man an einer Hand aufzählen, obwohl sie an Artenzahl die Tagfalter weit übertreffen und sich auch hinsichtlich Ästhetik und Farbenpracht meist nicht zu verstecken brauchen (trotzdem ist die abfällige Bezeichnung „Motte" für diese große Gruppe weit verbreitet). Kleinschmetterlinge (also „kleine Motten") existierten bisher auf dem Sektor Naturführer einfach nicht. Daß diese Nichtbeachtung ihnen keinesfalls gerecht wird, zeigt das vorliegende Buch aus der bekannten Reihe der JNN-Naturführer in überzeugender Weise, wobei es insbesondere die gut 250 Farbfotos sind, die schon beim ersten Durchblättern beeindrucken. Die Kleinfalter, die hier in guter bis sehr guter Qualität dargestellt sind, haben oft nur eine Länge von wenigen Millimetern. Wer selbst im Makro-Bereich fotografiert, weiß, daß es nicht einfach ist, Ergebnisse dieser Güte zu erzielen, um so mehr, als alle gezeigten Kleinschmetterlinge lebend in ihrer natürlichen Sitzhaltung dargestellt werden.

Einer der wenigen Kritikpunkte sei an dieser Stelle vermerkt: ein Bestimmungsbuch im üblichen Sinne, wie es im Titel suggeriert wird, kann dieses Buch natürlich nicht sein. Nur wenige, wirklich unverkennbare Arten wird man anhand der Fotos in ihren Lebensräumen bestimmen können, und hier hilft auch der begleitende Text nicht weiter, wie es die Autoren in ihrem Vorwort zu optimistisch versprechen. Berechtigt ist jedoch die Aussage, daß es möglich ist, „mit Hilfe der Merkmalsbeschreibungen der einzelnen Familien in Verbindung mit dem Erscheinungsbild und der natürlichen Sitzhaltung der abgebildeten Vertreter alle wichtigen Familien zu erkennen". Der Begleittext zu jeder der abgebildeten Arten ist übrigens sehr informativ und enthält neben wichtigen morphologischen Erkennungsmerkmalen auch viele detaillierte Angaben zur Lebensweise der Falter und ihrer Entwicklungsstadien. Der bisher besprochene „Spezielle Teil" beansprucht den weitaus größten Teil des Buches (ca. 230 S.). Er wird ergänzt durch einen vorausgestellten, sehr knapp gehaltenen „Allgemeinen Teil", der die wichtigsten Merkmale der Schmetterlinge erläutert und anhand von Textskizzen verständlich macht.

Über die Lebensweise wird ebenso Auskunft gegeben wie über die Entwicklung vom Ei bis zur Puppe. Zum Schluß stellen die Autoren einige wichtige Lebensraum-Typen exemplarisch dar und geben Hinweise zur Gefährdung und zum möglichen Schutz der Kleinschmetterlinge.

Die Überleitung zum speziellen Teil bildet das wissenschaftliche System der Schmetterlinge, das die verwandtschaftlichen Gruppierungen der Familien innerhalb der übergeordneten systematischen Kategorien zeigt. — An den Schluß des Buches gestellt, findet der Leser noch ein sehr hilfreiches Verzeichnis der Fachausdrücke, Abkürzungen und Symbole (mit ausführlichen Erläuterungen), eine Abkürzungsliste wissenschaftlicher Autorennamen und ein kurzes Literaturverzeichnis, das jedoch alle wichtigen weiterführenden Arbeiten enthält. Auch auf ein Register der wissenschaftlichen und deutschen Falternamen wurde dankenswerterweise nicht verzichtet.

Ein gelungener Naturführer, auch wenn sich hier und dort Verwechslungen und Fehldeterminationen offenbar nicht vermeiden ließen. So müssen die Fotos S. 229 und 231 (*P. stratiotata* u. *C. lemnata*) ausgetauscht werden, ebenso die auf S. 253 und S. 255 oben (*S. subfusca* u. *S. basistrigalis*); auf S. 263 wird nicht die helle bzw. dunkle Form von *Ostrinia nubilalis* gezeigt, sondern ein typisches (dunkles) Männchen und ein typisches (helles) Weibchen; das kleine Foto auf S. 27 oben rechts zeigt nicht die grauen, schwarzgefleckten Raupen der Gespinstmotte (*Yponomeuta padella*), sondern die raupenartigen Larven einer der wenigen, gesellig in einem Gespinst lebenden Blattwespen-Arten (wahrscheinlich *Neurotoma saltuum*, die Gesellige Birnenblattwespe).

Diese wenigen Fehler mindern jedoch kaum den Wert des Buches, nach dessen Lektüre es niemandem schwerfallen dürfte, auf die abfällige Sammelbezeichnung „Motte" für unsere Kleinschmetterlinge in Zukunft zu verzichten.

D. Stüning

Miller, A. G., & M Morris & S. Stuart-Smith (1988): *Plants of Dhofar; The Southern Region of Oman — Traditional, Economic and Medicinal Uses.* — 361 S., mehr als 150 Farbtafeln. The Office of the Adviser for Conservation of The Environment, Diwan of Royal Court, Muscat, Sultanate of Oman.

Die Provinz Dhofar im Süden des Sultanats von Oman war noch bis vor 10 Jahren ein naturwissenschaftlich kaum erforschtes Gebiet. Das änderte sich erst 1977, als mit Unterstützung der Regierung von Oman eine Gruppe britischer Botaniker und Zoologen diese Region besuchten. Ihre Ergebnisse, darunter Beschreibungen vieler neuer Pflanzen- und Tierarten, sind in dem „Journal of Oman Studies Special Report No. 2, 1980" niedergelegt. Eine der erstaunlichsten Neuigkeiten für die europäische Naturwissenschaft war die Kunde, daß die seewärts gerichteten Abhänge der Arabischen Halbinsel stellenweise mit dichtem immergrünem Laubwald besetzt sind, dessen bestandsbildender Baum, *Anogeissus dhofarica*, bis dahin für die Botanik unbekannt war. Aus diesen isolierten Hangwäldern sind seitdem weitere neue Tierarten beschrieben worden, darunter auch neue Säugetiere. Das Arteninventar ist mit Sicherheit noch nicht vollständig erfaßt, aber das Bekannte hat bereits zu neuen Ansichten über die Zoogeographie der Arabischen Halbinsel geführt.

In „Plants of Dhofar" werden nun erstmals die verschiedenen Vegetationszonen der Region Dhofar ausführlich beschrieben und abgebildet. Den Hauptteil des Buches bilden Beschreibungen von mehr als 150 Pflanzen. Der Text geht besonders auf die ökologische und ökonomische Bedeutung der Pflanzen ein, sei es als Futterpflanze für Haus- und Wildtiere, als Nahrungslieferant für die Bewohner der Region, als Grundlage für Textilfasern, Färbemittel, oder ihre Rolle in der Heilkunde. Die Pflanzen, darunter zahlreiche neue Arten, wurden von Susanna Stuart-Smith hervorragend illustriert.

Das Buch ist prachtvoll ausgestattet und wird — im Vergleich zu den Produktionen anderer Verlage — zu einem geradezu bescheidenen Preis angeboten. Auch für den an dieser Region interessierten Zoologen bietet es eine Fülle von Hintergrundinformationen über die Lebensräume der Tiere der südarabischen Region.

R. Hutterer

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 263—264	Bonn, August 1988

Mitteilungen

International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics
Bonn, June 5—8, 1989

Das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig lädt zur Teilnahme an diesem Symposium ein. Das Vortragsprogramm umfaßt ca. 50 Vorträge von Fachleuten aus aller Welt. Die Kongreßgebühr beträgt DM 120,— und schließt den Bezug der Proceedings ein. Anmeldungen an

The Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology invites you to take part in this symposium. The scientific program comprises ca. 50 lectures by specialists from all over the world. Registration fees will be DM 120,— and include a copy of the Proceedings of the symposium. Write to

Dr. Gustav Peters
Vertebrate Symposium '89
Zoologisches Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164
D-5300 Bonn 1, W. Germany

In der Serie BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN sind bisher erschienen:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera), 1971, 190 S.
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S.
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln.
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S.
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S.
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S.
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S.
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S.
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiologie of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel.
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel.
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln.
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus, R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S.
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S.
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S.
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S.
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S.
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S.
18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S.
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S.
20. Nilson, G., & C. Andrén: The Mountain Vipers of the Middle East — the *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). 1986, 90 S.
21. Kumerloeve, H.: Bibliographie der Säugetiere und Vögel der Türkei. 1986, 132 S.
22. Klaver, C., & W. Böhme: Phylogeny and Classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with Special Reference to Hemipenis Morphology. 1986, 64 S.
23. Bublitz, J.: Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898 — unter Verwendung craniometrischer Methoden. 1987, 96 S.
24. Arratia, G.: Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. 1987, 120 S.
25. Nikolaus, G.: Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. 1987, 322 S.
26. Löhrl, H.: Etho-Ökologische Untersuchungen an veschiedenen Kleiberarten (Sittidae). 1988, 208 S.

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&“ an Stelle von „und”. Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words. Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
— & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 39, Heft 2—3, 1988

INHALT

Etudes sur les *Colpocephalum* (Mallophaga, Menoponidae) parasites des Falconiformes I. Groupe *zerafae* Price & Beer
J. Tendeiro 77

Agamen aus der Arabischen Republik Jemen
J. P. Fritz & F. Schütte 103

Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes
I. Doadrio 113

Untersuchungen an Parasitoiden von Dipteren im Strandanwurf der Kieler Förde
W. Heitland 129

Zur Ökologie der Hochmoorlibellen
W. Dreyer 147

Hydrophiloidea aus Namibia (Coleoptera; Hydrophilidae, Spercheidae)
F. Hebauer 153

Reproductive cycle and population structure of *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Insectivora, Soricidae) in the northern Iberian Peninsula
M. J. López-Fuster, E. Castién & J. Gosàlbez 163

Ein neuer Rivulide aus Bolivien: *Rivulus bolivianus* n. sp. (Pisces: Cyprinodontiformes: Rivulidae)
L. Seegers 171

Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea)
H. Ulrich 179

Morphological characterization of *Vipera wagneri* Nilson & Andrén, 1984 (Reptilia: Viperidae), with first description of the males
U. Joger, A. Teynié & D. Fuchs 221

Bemerkungen zu zwei Rehschädeln aus dem Elburs-Gebirge, Iran
E. von Lehmann 229

The house mouse from a prehistoric site in Fuerteventura (Canary Islands, Spain)
M. C. Carrascosa & N. López-Martínez 237

Buchbesprechungen 257

Mitteilungen 263

QL
1
B722
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 39, Heft 4, 1988 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 265—303	Bonn, November 1988

Systematics and zoogeography of *Tatera* (Rodentia: Gerbillinae) of north-east Africa and Asia

P. J. J. Bates

Abstract. A taxonomic revision of *Tatera* (Rodentia: Gerbillinae) from north-east Africa and Asia is undertaken. Six species are recognised: *T. robusta*, *T. phillipsi*, *T. nigricauda*, *T. valida*, *T. boehmi* and *T. indica*. The taxon *T. minuscula* from Ethiopia is considered *incertae sedis*. The zoogeographical and evolutionary history of *Tatera* is discussed. It is proposed that the genus evolved in Africa in the Early Pliocene and subsequently dispersed into Asia, possibly by way of a southern landbridge.

Key words. Mammalia, Rodentia, *Tatera*, Africa, Asia, systematics, distribution, zoogeography, evolution.

Introduction

The genus *Tatera* Lataste 1882, as defined by Ellerman (1941), has an extensive geographical distribution both in Africa south of the Sahara and in Asia. Much has been written on its taxonomy, both from a morphological viewpoint, (including the extensive works of Davis, 1949; 1965; 1966; 1975) and from a karyological perspective, (Matthey & Petter, 1970; Tranier, 1974). However there all still a number of sibling species that are accepted as valid by some workers and rejected by others and it is generally accepted that the genus is in a confused state. This paper attempts to define those species that occur in north-east Africa and Asia. It is a distillation of a recently completed Ph. D thesis and is an update on the work first reported in Bates (1985).

Material and Methods

A total of 1476 specimens were examined. These were principally held in the collections of the British Museum of Natural History (BMNH), Harrison Zoological Museum (HZM), Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (CG) and Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS). In addition some selected material was also seen from the American Museum of Natural History (AMNH), Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH), Los Angeles County Museum (LACM), Museo Civico di Storia Naturale, Genoa (MSNG) and Museo Zoologico de "La Specola", Florence (MZDS). A complete listing of specimens and their localities in both Africa and Asia is included in Bates (1987), copies of which are held in the Harrison Zoological Museum; British Museum (Natural History); Royal Holloway and Bedford New College library, Egham, Surrey and the University of London Library, the Senate House, London.

This present study is strictly confined to those *Tatera* species that occur in north-east Africa and Asia. North-east Africa is here defined as the region comprised of Kenya, Uganda, Sudan, Ethiopia, Somalia, Djibouti and Egypt, although no specimens are recorded from the latter two countries. However, where taxa found in north-east Africa also occur outside the region the extralimital material is discussed, where relevant. However, this extralimital material has not been included in the tables of measurements, except in the case of *T. boehmi* where the sample size is particularly small. Unless stated otherwise all measurements are for adult specimens, as defined in Bates (1985).

The measurements are defined as follows: HB (Head and body length); from the tip of the nose to the base of the tail dorsally. TAIL (Tail length); from the base of the tail dorsally to the tip, but not including any protruding hairs. HF (Hindfoot Length); from the posterior extremity of the heel to the tip of the longest toe, but not including the claw. E (Ear length); from the uppermost margin of the pinna to the base of the notch. GTL (Greatest Length of skull); greatest antero-posterior diameter, taken from the tip of the nasals to the supra occipital. CBL (Condylobasal Length); from the exoccipital condyle to the anterior extremity of the premaxilla, at the alveolar margin of the most forwardly projecting upper incisor. ZB (Zygomatic Width); greatest width across the zygomatic arches. BB (Breadth of Braincase); taken at posterior roots of the zygomatic arches. IC (Interorbital Constriction); narrowest width across the interorbital region. RW (Rostral Width); taken transversely immediately in front of the zygomatic plates. RL (Rostral Length); tip of the nasals to the antero-superior margin of the infraorbital foramen. TMW (Trans Molar Width); taken across outer borders of the maxillary molars. TB (Tympanic Bulla Length); greatest oblique antero-posterior diameter, taken from the apex of the tympanic bulla external to the hamular process to the most posterior part of the mastoid chamber of the tympanic bulla external to the base of the paroccipital process. TBW (Trans Bulla Width); greatest transverse diameter across both tympanic bullae from the border of the exterior meati. OH (Occipital Height); taken from the midpoint of the exoccipital below the foramen magnum to the top of the lambda. ML (Mandible Length); taken from the tip of the angular process to the most anterior projecting point, including the lower incisors. MXC (Maxillary Cheekteeth row length); taken from the front of the alveolar margin of the first molar to the back of the crown of the third molar. MXCW (Width of the first Maxillary Cheektooth; greatest width taken across the first molar. MDC (Mandibular Cheekteeth row length); taken from the front of the crown of the first molar to the alveolar margin of the back of the third molar. IH (Upper Incisor Height); taken from the anterior alveolar margin to the tip. IW (Upper Incisor Width); taken at the alveolar margin. GLF (Greatest Length of Femur); from the most anterior projecting surface of the trochanter major to the most posterior surface of the distal extremity. GLH (Greatest Length of Humerus); from the most anterior projecting surface of the head to the most posterior surface of the distal extremity. TOT (Total body weight) in grams. EVIC (Evicerated body weight) in grams.

Results

Tatera robusta (Cretzschmar, 1826)

Meriones robustus Cretzschmar, 1826. — In Ruppell's Atlas zu d. Reise im nördl. Afrika, Säugeth., p. 75, pl. 29. Kordofan.

Material: A total of 459 specimens were examined from 123 localities in Ethiopia, Kenya, Somalia, Sudan, Uganda and extralimitally from Burkina Faso, Chad and Tanzania.

Diagnostic description: This is a medium-sized *Tatera* gerbil with a greatest skull length of 39.0—44.7 mm. The tail, like that of *T. phillipsi*, generally exceeds head and body length and always has a dark terminal tuft. This clearly distinguishes it from the relatively short, untufted tails of *Tatera valida* and the long, pale tipped tails of *T. boehmi*. It is usually bicolored, with a clear demarcation between the dark dorsal and pale ventral surfaces. However, in a sizeable minority of specimens (26.1 %, n = 368) the distal half of the ventral aspect is also covered in dark hairs and consequently there is no demarcation between the upper and lower surfaces of the tail. This leads to frequent confusion with some of the paler tail types of *T. nigricauda*. A small percentage of specimens (4.9 %) had tricolored tails, with dark dorsal and ventral surfaces and pale lateral aspects. In all cases the ventral surface was only faintly marked and as such could not be confused with *T. indica*. According to Neal (1982), average body weight of *T. robusta* (Table 1) is exceeded by both *T. valida* and *T. nigricauda.*

The skull of *T. robusta* has a relatively long and narrow rostrum, (Plate 1). This character distinguishes it from all the other north-east African species except *T. phillipsi.* The rostrum of *T. nigricauda* is also relatively narrow but it always exceeds in size those of *T. robusta* when a comparison is made of adult material of the same sex from sympatric populations, (Fig. 1). Generally the skulls of *T. robusta* tend to be smaller than those of *T. nigricauda.* Unlike *T. indica* and a very small minority of *T. valida* and *T. boehmi* specimens, the superior posterior mastoid chamber of the

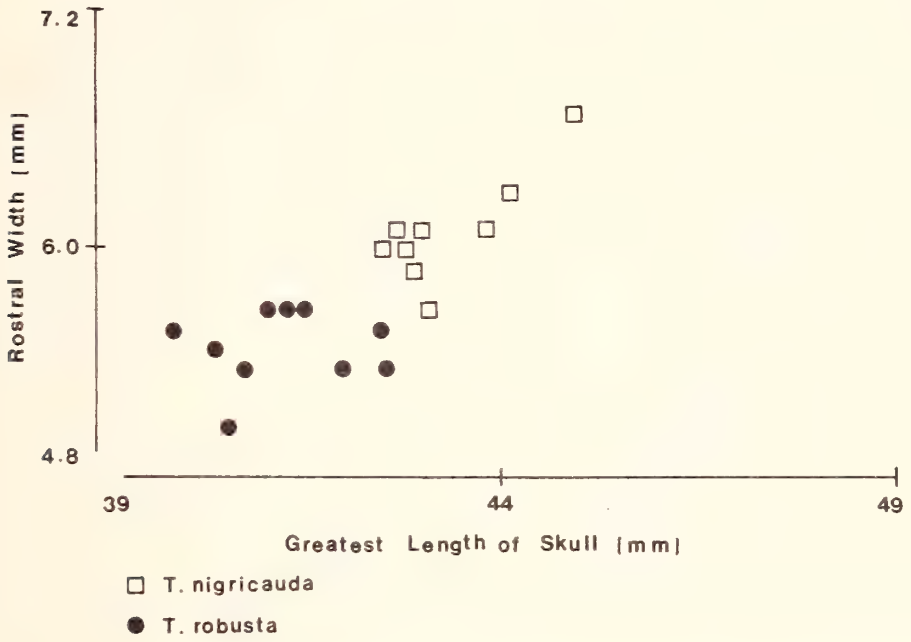


Fig. 1: Comparison of sympatric *Tatera nigricauda* and *T. robusta* from central and northern Kenya. Data for adult females.

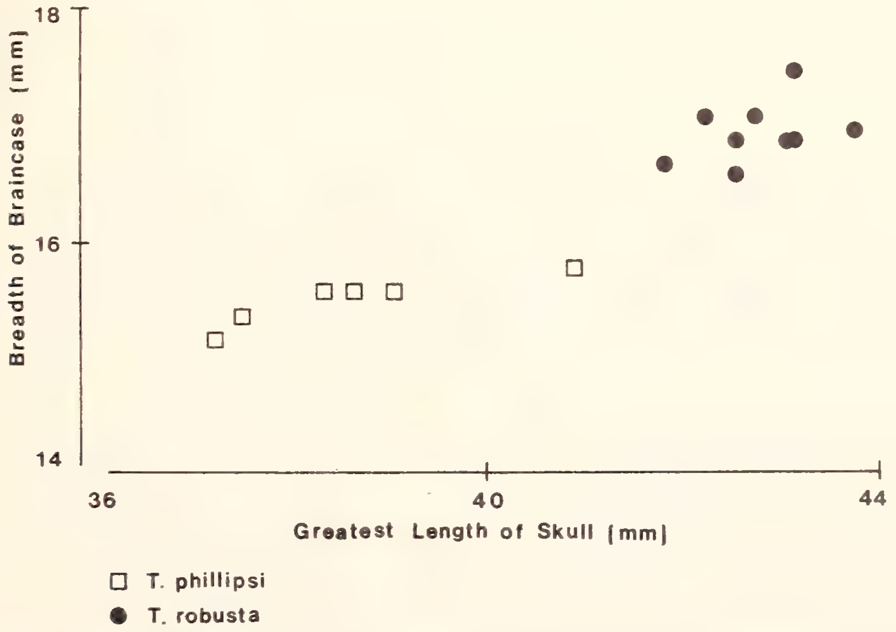


Fig. 2: Comparison of sympatric *Tatera phillipsi* and *T. robusta* from Ethiopia. Adults of both sexes.

tympanic bulla is never inflated in *T. robusta*. *T. robusta* can only be distinguished from *T. phillipsi* on the basis of skull size. When sympatric populations of the two species are compared, the *T. robusta* material is clearly larger (Fig. 2), although the status of minority of individuals may be difficult to determine.

The cheekteeth are relatively narrow. This is in marked contrast to those of *T. valida* and *T. boehmi*. The upper incisors are opisthodont and always have a single clearly defined groove. In comparison to *T. valida* and *T. boehmi*, the nasals extend well beyond the anterior alveolar margin of the incisors (Fig. 3).

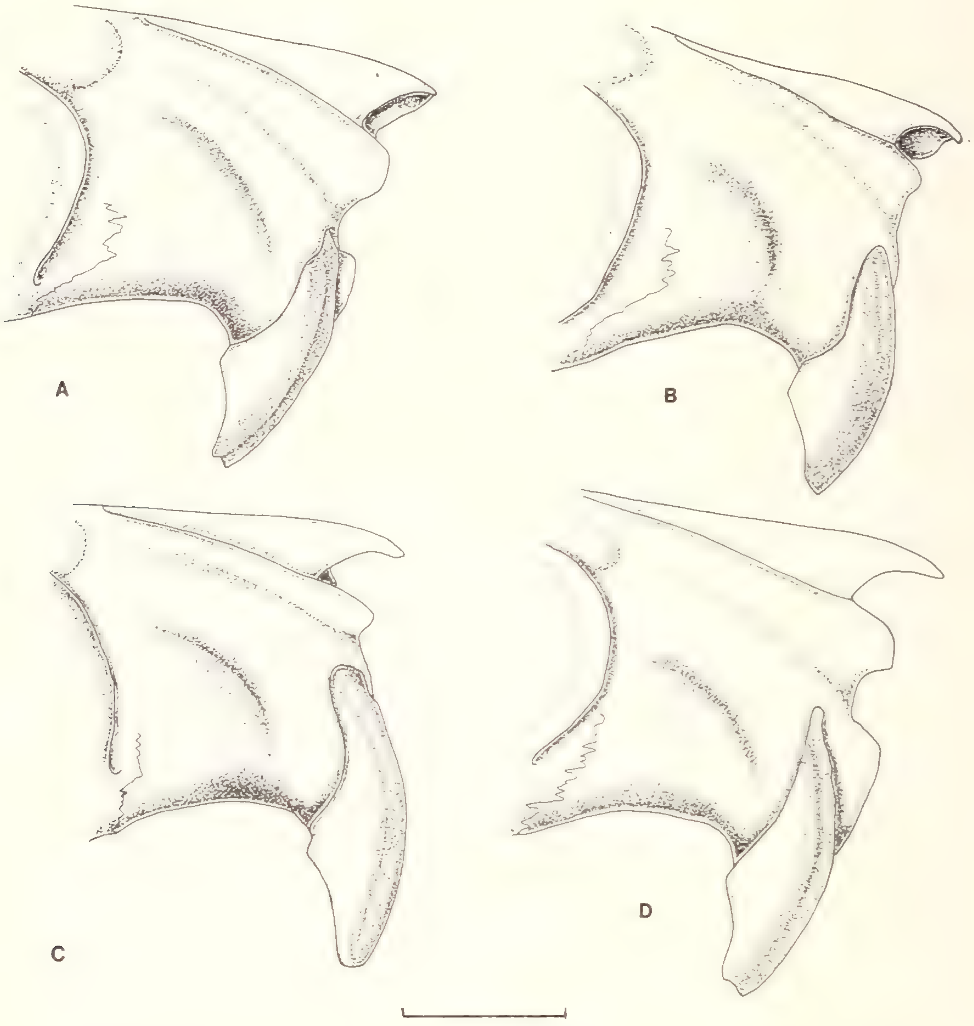


Fig. 3: Morphology of the nasals and incisors of three species of *Tatera*.
A: *T. robusta*, HZM. 52.13466, male, 29.x.1983, Kamuuani, Machakos District, Kenya.
B: *T. valida*, SMNS. 30797, male, 4/5.ii.1979, Nagishot/Didinga mts., Sudan.
C: *T. boehmi*, HZM. 2.10970, male, 4.viii.1973, Kasombo Stream, Zambia.
D: *T. indica*, HZM. 17.10399, —, 21.ii.1979, Vikas Vidyalaya, Ranchi, Bihar, India. Scale = 5 mm.

The chromosomal formula is here considered to be 2 N = 40, FN = 70. This is based on two specimens from Omo, Ethiopia, which were assigned by Matthey (1969) to *T. nigricauda* but which were considered by Bates (1987) as being referable to *T. robusta* (for details see *T. nigricauda* section below). Two specimens from the Central African Republic referred by Matthey & Petter (1970) to *T. robusta* and for which the chromosomal formula was given as 2 N = 46, FN = 68 have short, broad rostra and as such would appear to be incorrectly identified.

Variation: There is no significant sexual dimorphism. However there is considerable variation between individuals, notably in tail colour. Specimens with relatively dark tails are found throughout the species' range, except Tanzania. However, the frequency of such specimens increases from the south to the north of the taxon's range. They are especially common west of the Eastern Rift Valley in northwestern Kenya, eastern Uganda, southwestern Ethiopia and southern Sudan.

There is little significant geographical variation in skull or body size, except that specimens from the south of the range tend to be relatively small. Future research may show that there is a distinct small race in central Tanzania, characterised by small tympanic bullae and a relatively short skull and a predominance of well defined, bicolored tails. Should this prove to be the case, the name *swaythlingi* (Kershaw, 1921) type locality Morogoro, Tanzania, is available as the holotype agrees in these features. However, it is considered at present that the species is monotypic, albeit one that exhibits some geographical variation, and that the following forms should be included in the synonymy of *T. r. robusta*: *iconica*, *macropus*, *mombasae*, *muansae*, *loveridgei*, *pothae*, *shoana*, *swaythlingi*, *taylori* and *vicina*. The forms *bayeri* and *bodessae* considered by Davis (1975) to be synonyms of *T. nigricauda* are here referred to *T. robusta* (see section on *T. nigricauda* below). It should also be noted that Bates (1985) maintained that the West African forms *guineae* and *picta* are not referable to *T. robusta*.

Distribution: The distribution in north-east Africa and Tanzania is shown in Fig. 4. It is also recorded from Burkina Faso (Bates, 1985).

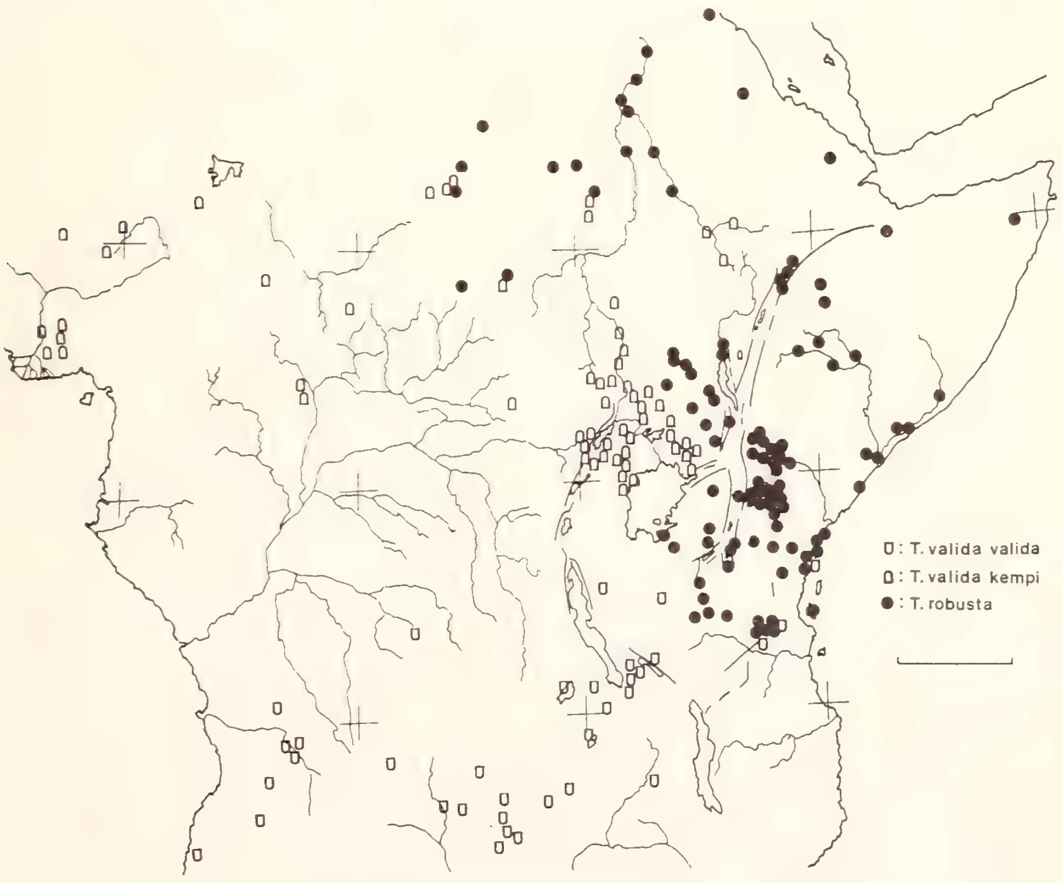


Fig. 4: Distribution of *Tatera robusta* and *Tatera valida*. Scale = 500 km.

Remarks: *T. robusta* has a distribution that tends to be restricted to the "drier savannah types, bush and thicket" (terminology of Kingdon, 1971) of Eastern Africa. It is absent from higher altitude areas, in general those over 1700 metres. The distribution in the south of its range appears to be limited by the southern highlands of Tanzania and the Rufiji River. According to Senzota (1983, 1984), *T. robusta* in the Serengeti National Park was found almost exclusively in the open parts of short grassland plains, being absent from areas of thick vegetation which received heavy rains. The species most preferred areas with loose soil as this facilitated the construction of its burrow systems which provide nesting sites as well as shelter from the sun and predators. *T. robusta* was also absent from valley bottoms that experienced seasonal flooding. Hubert (1978) reported that in the Omo Valley, Ethiopia, "*T. nigricauda*" (here considered to be *T. robusta*) was found in two different biomes. Along with *Mastomys erythroleucus*, *Saccostomus mearnsi* and *Acomys wilsoni* it was present in a riverine zone, largely without trees but with grasses and very dense thicket. It was also found on the plateau area which had a vegetation of open shrubs and bush savanna. Here it was associated with *Taterillus harringtoni*, *Xerus rutilus*, *Acomys wilsoni* and *Arvicanthis niloticus*. Yalden, Largen & Kock (1976) noted that *T. robusta* from Ethiopia was characteristic of rather arid habitats at lower altitudes. In Somalia, the distribution is essentially confined to the gallery forest/grassland of the major river valleys, (Roche pers. comm.). In Kenya it was collected near Isiolo along with *Acomys subspinosus*, *A. dimidiatus*, *Saccostomus campestris* and *Arvicanthis niloticus*.

Coe (1972) estimated that the biomass of *T. robusta* in the salvadora thickets of south Turkana, Kenya was some 287.3 kg/km² or 4680 *Tatera*/km². It is known to eat both seeds and arthropods, mainly insects (Neal, 1984), as well as some soft fruits, leaves, flowers and coarse plant material, (Coe, 1972).

Tatera phillipsi (De Winton, 1898)

Gerbillus phillipsi De Winton, 1898. — Ann. Mag. nat. Hist. (7): 1: 253. Hanka Dadi, Somaliland.

Material: A total of 36 specimens were examined. As the taxon has only recently been promoted to specific status (Bates, 1985) the specimens and their localities have been listed. Ethiopia: Arba Minch (06.08' N 37.42' E), SMNS. 23002—08, 23012—15, 23725; Kalam, (05.11' N 36.09' E) CG. 1978 No 171; Omo (c. o. 05.11' N 36.09' E), CG. 1974 No 50, 1974 No 53, 1975 No 285, 1975 No 296; Kenya: Baringo (00.38' N 36.17' E), BM. 10. 12. 19. 13—17, 10. 12. 19. 19—20, BM. 12. 7. 1. 166, BM. 68. 77—79; Somalia: Burao (09.31' N 45.33' E), BM. 8. 7. 24. 21—23; Buruq (05.20' N 48.30' E), BM. 12. 12. 28. 18—19; Hanka Dedi (09.50' N 45.00' E), BM. 97. 12. 3. 7; Upper Sheik (09.56' N 45.11' E), BM. 9. 12. 17. 37—38.

Diagnostic description: This is the smallest *Tatera* present in north-east Africa with a greatest length of skull of 37.3—40.9 mm (Table 2). Externally this species is indistinguishable from *T. robusta*, with both taxa having similar pelage and tail types.

The cranial morphology of *T. phillipsi* also shares many common characters with that of *T. robusta*, (Plates 1, 2 & 3). In both species, the rostrum is long and thin; the superior posterior mastoid chambers of the tympanic bullae are not inflated; the mandible is relatively short; the upper incisors are single grooved and opisthodont, the nasals are well extended and the first maxillary molar is relatively narrow.

However, *T. phillipsi* is usually distinguishable from *T. robusta* on cranial size difference. In all cranial characters the average measurements of *T. phillipsi* are smaller than those of *T. robusta*. This size difference is most apparent when adult sympatric specimens of the two species are examined, (Fig. 2). However, since there is an overlap in the ranges of the cranial measurements, it is sometimes impossible to determine with certainty between the two species when individual specimens are collected from isolated localities.

Variation: From the limited sample examined there would appear to be no significant sexual dimorphism. It was notable however that there was some geographical variation, with the specimens from Baringo, Kenya having relatively short tails and hindfeet but broad braincases. At present though all specimens are included in the nominate race. Synonyms include *umbrosa* and *bodessana*.

Distribution: The distribution is shown in Fig. 5. The localities in Ethiopia and Kenya are apparently restricted to the Rift Valley and this may help to explain the rather linear distribution.

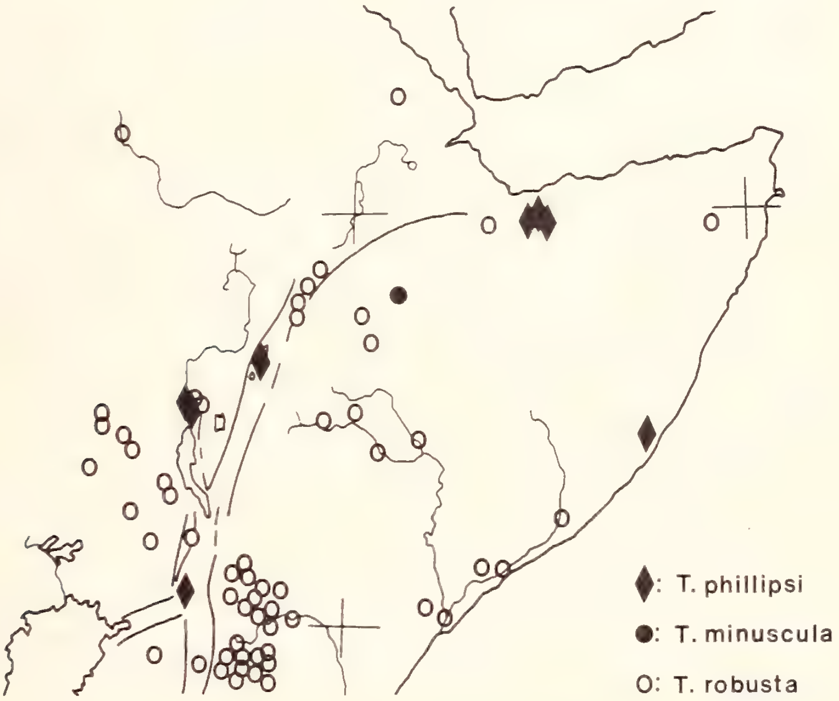


Fig. 5: Distribution of *Tatera phillipsi* in comparison to *Tatera robusta* and the type locality of *Tatera minuscula*.

Remarks: Most recent authors have included *T. phillipsi* in the synonymy of *T. robusta*. However, because of the size differences seen in sympatric specimens, it is here and in Bates (1985) promoted to specific status. The name *phillipsi* (De Winton, 1898) was selected as it is the earliest in the nomenclature for a small *Tatera* with a long rostrum. When the relevant specimens from Ethiopia and Kenya were compared to the holotype the majority of characters were seen to be shared. However, the holotype, which is a subadult, is noticeably broad in the braincase (16.6 mm), broader than all but one other specimen seen. Furthermore, the length of the maxillary cheektooth row at 6.3 mm and the width of the first maxillary molar at 2.2

mm, in both cases exceed by 0.1 mm the largest measurements of the small *Tatera* from elsewhere in north-east Africa. Such findings must by virtue of the fact that the small *Tatera* taxon is clearly identifiable elsewhere in its range by its relatively narrow braincase and small maxillary cheekteeth, suggest a possible taxonomic weakness. In the event that further material from Somalia throws doubt on the referral of *T. phillipsi* to the small taxon here discussed, then *T. umbrosa* Dollman 1912 would become the valid specific name.

The taxon *bodessana* Frick, 1914 was transferred by Bates (1985) from the synonymy of *T. robusta* to *T. phillipsi* on account of its size. Frick in his original description noted the markedly small hindfoot (31.5 mm) and greatest length of skull (36.2 mm) in the holotype (this has not been examined personally). Such measurements are small even for *T. phillipsi* and are not comparable to *T. robusta*.

The taxonomic position of *minusculus* Osgood, 1936 is not clear. All 23 specimens seen from in and around the type locality of Sheik Hussein, Ethiopia (07.44' N 40.41' E), (Fig. 5), including 21 topotypes, were juveniles. The specimens are held in the BMNH and FMNH. It proved impossible to determine the taxonomic status of such material, but in all probability the taxon is either a synonym of *T. robusta* or *T. phillipsi*. It is not possible to discriminate between juveniles of these two species. The taxon is here considered to be *incertae sedis*.

Although *T. phillipsi* has been collected from the same general localities as *T. robusta* it would not appear to be a direct competitor, for according to Hubert (1978) it has a different ecological niche. For, whilst *T. robusta* (referred to as *T. nigricauda* by Hubert but here considered to be *T. robusta*) was found in the riverine zone and the plateau of the Shungura Formation of the Omo Valley, *T. phillipsi* (referred to as *T. minuscula* by Hubert but here considered to be *T. phillipsi*) was confined to the cuestas which were covered with tuffs and the exposure bottoms which contained recently eroded sediments. The vegetation in this area was very arid and comprised of open shrubs (including *Euphorbia*) and rare herbaceous plants. *Tatera phillipsi* was found in association with *Taterillus harringtoni*, *Arvicanthis somalicus*, *Gerbillus pusillus* and *Xerus rutilus*.

It seems that *T. phillipsi* may have had a more widespread distribution in the past. For Wesselman (1984) states that a small *Tatera* (which he referred to *T. minuscula*) was present at Omo, Ethiopia (3.15 to 1.98 million years b. p.) and at two sites in Tanzania; Laetolil (3.7 million years b. p.) and Olduvai (Beds 1 & 2).

Tatera nigricauda (Peters, 1878)

Gerbillus nigricaudus Peters, 1878. — Monatsb. K. Preuss. Akad. Wiss., Berlin, p. 200. Ndi, Taita, Kenya.

Material: A total of 87 specimens were examined from eighteen localities in Kenya, Somalia and extralimitally from Tanzania.

Diagnostic description: This is a medium to large species of *Tatera*, with a greatest length of skull of between 42.5—50.5 mm, (Table 3). It has a characteristically long tail, which is always dark brown or black above. The ventral surface may also be completely covered in dark hairs although in some specimens the proximal third is pale. This latter character is especially common in northern Kenya. There is usually a terminal tuft of black hairs. Tail colour distinguishes *T. nigricauda* from all other

Tatera species except *T. robusta.* A *T. nigricauda* with a partially pale ventral tail surface cannot be distinguished from a dark tailed *T. robusta*, especially when individual specimens are examined rather than series.

Pelage colour is a character of some limited value in discriminating between *T. nigricauda* and *T. robusta*, especially in northern Kenya. Here, a majority of *T. nigricauda* specimens (64.4 %, n = 45) had pale bases to the hairs on the dorsal pelage whilst some 81.0 % (n = 37) of *T. robusta* were darker grey.

The skulls of *T. nigricauda* are comparatively large, being similar in greatest skull length to those of *T. indica* and *T. boehmi.* The rostrum is long and relatively narrow in comparison to *T. boehmi* and *T. valida*, although broader than *T. robusta*, (Fig. 1). It is noticeable that the rostrum of *T. nigricauda* is rounded in shape with bulbous premaxillary bones. This is in contrast to the relatively straight rostrum of *T. robusta*, (Plate 1). Rostral morphology apart, there is little except average size difference to distinguish *T. nigricauda* from *T. robusta.* There would appear to be no substance in Davis's (1975) suggestion that *T. nigricauda* might have a more angular pterygoid fossa.

No specimens of *T. nigricauda* were found with an inflated superior posterior mastoid chamber. Upper cheektooth width is relatively narrow, being comparable to *T. robusta* and *T. phillipsi*, although in absolute terms it is larger than both the other species. The upper incisors are opisthodont and a clearly defined single groove is always present. On average they would appear to be relatively broad as compared to those of the other species studied, except for *T. valida* and *T. boehmi.* As in *T. robusta*, the nasals are well extended in front of the incisors.

There is no karyological data for this species. Matthey (1969) did give a chromosomal formula of 2 N = 40, FN = 70 for two specimens (CG. 1975 No 281, CG. 1980 No 411) which he referred to *T. nigricauda.* However they are here considered to be *T. robusta* specimens with the darker tail type. Both specimens were part of a large series of 31 adults from Omo and Kalam, Ethiopia. A comparison, in the form of a discriminant functional analysis based on eight cranial characters, was made between these specimens, *T. nigricauda* material from northern Kenya and *T. robusta* from northern Kenya and Sudan. Fig. 6 shows that the Omo and Kalam material is essentially comparable to that of *T. robusta* and distinct from *T.*

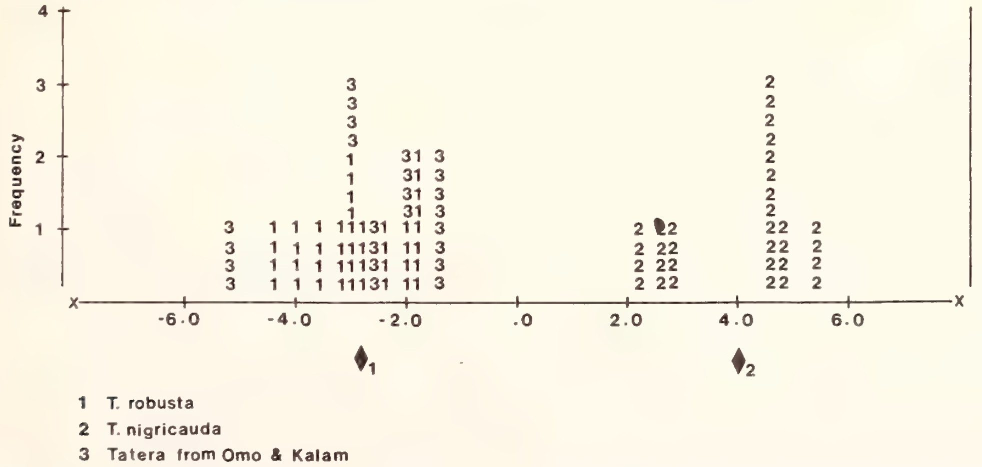


Fig. 6: Distribution of discriminant scores in a comparison of three *Tatera* populations. Data restricted to adult males; *Tatera robusta* from northern Kenya and Sudan and *Tatea nigricauda* from northern Kenya. Rhomboid symbols represent respective centroids.

nigricauda. Therefore all the Omo and Kalam specimens, including those with the karyological data have been assigned to *T. robusta*.

Variation: There is significant sexual dimorphism, with males exceeding females in size in the majority of external and cranial measurements. It is most apparent in head & body length, greatest length of skull, zygomatic breadth, rostral width, rostral length, mandible length and body weight. There is also significant geographical variation. The *T. nigricauda* from north-eastern Tanzania and southern Kenya are comparatively large and have very dark, usually black tails, with only a very few pale hairs on the ventral surface. The specimens from northern Kenya and Somalia are smaller and their tails, although covered in dark brown or black hairs on the dorsal surface usually have pale hairs on the ventral surface, especially on the distal third of the tail. Two races are therefore recognized, the nominate in the south and *T. n. nyama*, which includes the form *percivali*, in the north. Their respective measurements are given in Table 3.

Distribution: *Tatera nigricauda* has a relatively restricted distribution. No specimens were seen from west of the Eastern Rift Valley or from Ethiopia (Fig. 7). The two subspecies would appear to be essentially divided north and south of the Tana River.

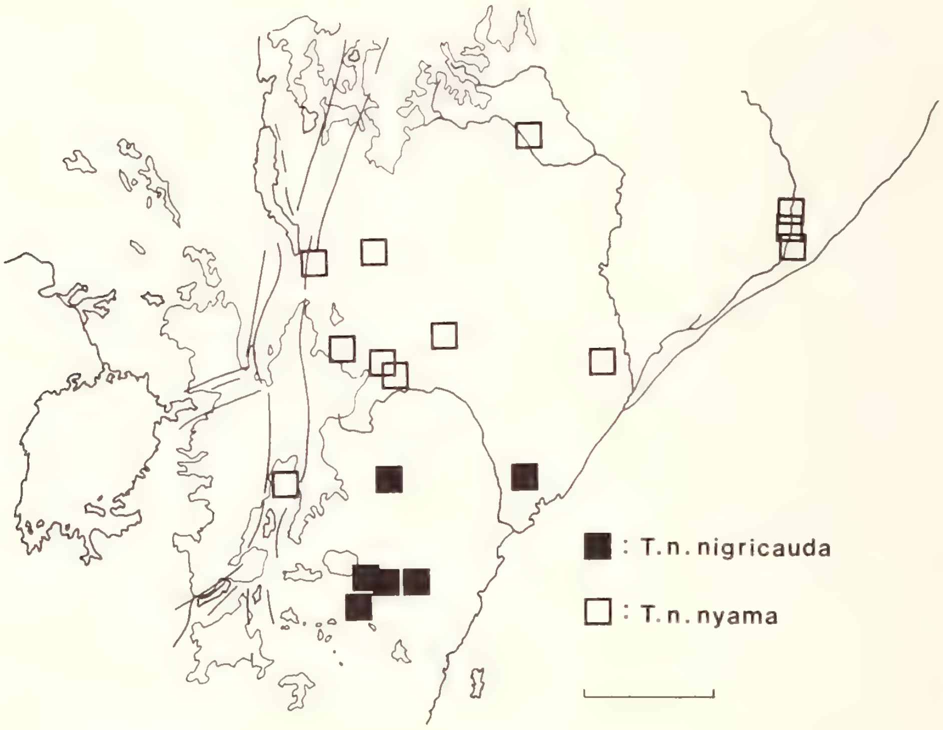


Fig. 7: Distribution of the two races of *Tatera nigricauda*. Scale = 300 km.

Remarks: It is proposed that the form *bayeri* Lonnberg, 1918, generally referred to *T. nigricauda*, be included in the synonymy of *T. robusta*. This form was considered by Davis (1975) to be a distinct race of *T. nigricauda* from west of the Eastern Rift Valley. The type locality was Maroon River, near Mount Elgon (01.30' N 35.30' E). However, all specimens examined from this area were found to be referable to *T. robusta*, although they did have comparatively dark tails, (Bates, 1987). Similarly the form *bodessae* Frick, 1914 has also been transferred, in the present study, from the synonymy of *T. nigricauda* to *T. robusta*. The type locality is Sagan River, Bodessa, Ethiopia (05.07' N 37.35' E). The greatest length of skull of the holotype was given as 39.6 mm and the zygomatic breadth as 20.2 mm. The tail was described by Frick as "well clad, hair shorter than in *T. n. nyama*, anterior fourth of tail warm buff-colored with white markings underneath, posterior 3/4 black". Again this would appear to be a *T. robusta* with a dark tail, a characteristic of this species in south-western Ethiopia.

Little is known of the ecology of *T. nigricauda*. Neal (1984) noted that it shares the same food plants as *T. robusta* and it has been collected from the same localities.

Tatera valida (Bocage, 1890)

Gerbillus validus Bocage, 1890. — Jorn Sci. Math., Phys. e Nat., Lisboa, (2) 2: no. 5, p. 6, pl. 1. Ambaca, Quissange, Caconda, Rio Cuando, Angola.

Material: A total of 502 specimens were examined. These came from 117 localities, both from within north-east Africa in Ethiopia, Kenya, Sudan, Uganda and extralimitally from Angola, Central African Republic, Chad, Nigeria, Tanzania, Zaire & Zambia.

Diagnostic description: This is a medium-sized *Tatera*, with a greatest skull length in north-east Africa of 38.1 to 44.7 mm, (Table 4). The tail of *T. valida* is characteristically short and normally does not exceed head & body length. It is generally pale brown colour and never has a terminal tuft of dark hairs. This distinguishes it from all other *Tatera* in north-east Africa. The hindfoot is also comparatively small. The mean body weight of *T. valida* (Table 4) exceeds that of *T. robusta* (Table 1) in both sexes.

The skull of *T. valida* has a relatively short, broad rostrum as compared to *T. robusta*, (Fig. 8). The mandible is proportionately long for the length of skull in comparison to the other species, except *T. boehmi*. No specimen from within north-east Africa was seen with an inflated superior poserior mastoid chamber of the tympanic

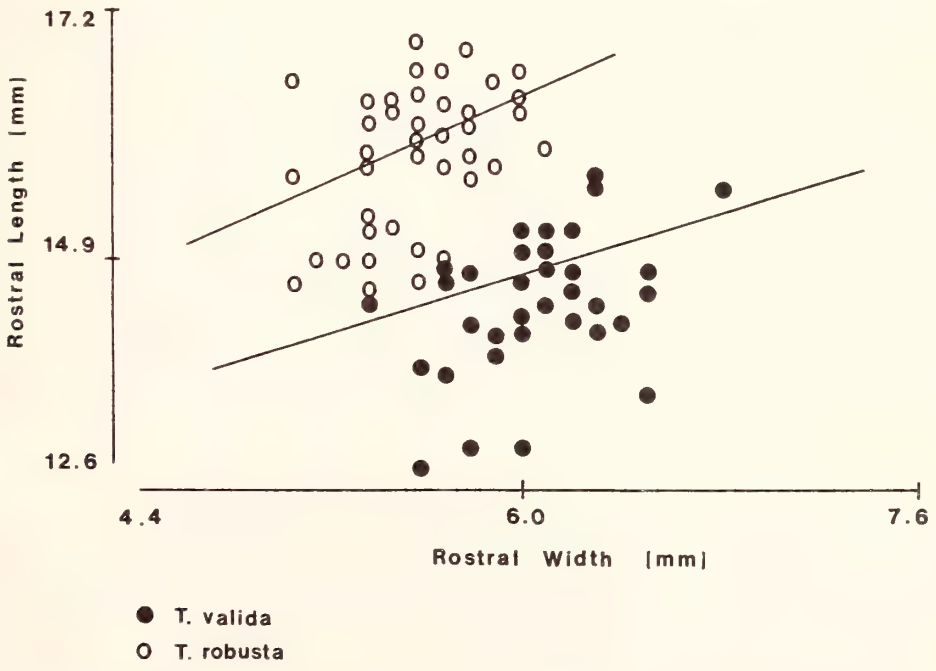


Fig. 8: Comparison of *Tatera valida* and *Tatera robusta*. Data restricted to adult females. Regression line for *T. valida*, $y = 0.75x + 10.15$, $r = 0.38$, $p < 0.05$, $n = 44$ and for *T. robusta*, $y = 1.06x + 10.00$, $r = 41$, $p < 0.05$, $n = 44$.

bulla. However six specimens, all from a single extralimital locality, Poko, Upper Vele River, Zaire, did have inflated chambers. The reason for this is not known.

The cheekteeth are relatively broad. The upper incisors, which are also broad, are opisthodont and in most specimens have a single groove, although this may be very faint in some individuals. A minority of specimens have no visible groove, the incisors being completely smooth, a character shared with some individuals of *T. boehmi*. In contrast to *T. robusta* the nasals do not extend far in front of the alveolar margin of the upper incisors, (Fig. 3).

The karyology of the species remains confused, although several authors have analysed chromosomal material which they have referred to *T. valida*. Matthey (1969) examined the chromosomes of a *Tatera* from Dakar, Senegal (14.38' N 17.27' W) which was referred by him to *T. valida*. However, since the type locality of *T. valida* is in Angola and since the *Tatera* of western Africa are noted for their complexity it is far from certain that this is a correct referral. Matthey gave a chromosomal formula of 2 N = 52, FN = 68.

Matthey & Petter (1970) analysed the karyology of two specimens referred by them to *T. kempi*. The formula was 2 N = 36, FN = 66. The specimens were from La Maboke, Central African Republic (03.54' N 17.53' E). However, having examined the specimens personally, they do not appear to be morphologically similar to *T. valida kempi* as understood in this study.

Matthey & Petter (*loc. cit.*) also collected two specimens of *Tatera* from the vicinity of the Gounda River close to La Maboke. These they referred to *T.* sp. cf. *nigrita*. The chromosomal formula was 2 N = 48, FN = 64. However, again these specimens would not appear to be referable to *T. valida*, although the form *nigrita* has been included, on morphological grounds, in the synonymy of *T. valida* in the present study.

Tranier (1974) reviewed the karyology of *T. valida* (*sensu* Davis, 1975) from West Africa, with reference to specimens collected from Chad. He concluded that there were four chromosomal species: *T. gambiana* 2 N = 52, *T. kempi* 2 N = 36, *T. hopkinsoni* 2 N = 48 and *T.* cf. *nigrita* 2 N = 48. Gautun, Sankhon & Tranier (1986) examined the chromosomal morphology of ten specimens of *Tatera* from Mount Nimba in Guinea. They referred the material to *T.* "*kempi*" and gave a diploid number of 2 N = 46. However they considered this material distinct from the *T. kempi* specimens studied by Matthey & Petter (1970) from La Maboke.

There is clearly confusion in the literature concerning the karyology of *T. valida*. A primary requirement is for a detailed karyological analysis of specimens from Angola and in particular topotype material. This would provide a basis for the discussion of the karyology of the species in the remainder of its apparently extensive range.

Variation: There is some evidence of sexual dimorphism in *T. valida*. Males usually exceed females in skull length. There is little consistent geographical variation in body or skull size, although there is some variation in pelage colour, with specimens from the more arid areas of Sudan being notably paler than those from the west of Lake Victoria. However, the most marked geographical variation is in the morphology of the first lamina of the lower first molar. Four different lamina types were observed in the material from throughout the species range, (Fig. 9). All specimens

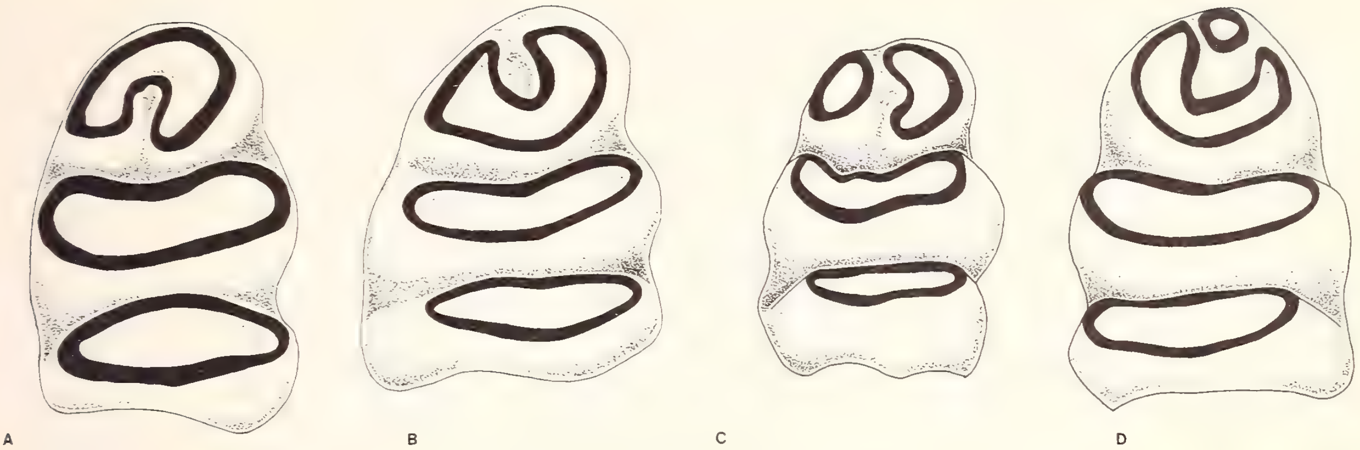


Fig. 9: First mandibular molars of *Tatera valida* with particular reference to the first lamina.
A: First lamina open posteriorly: BM. 77.1000, female, 1.viii.1965, Queen Elizabeth Park, Uganda.
B: First lamina open anteriorly: BM. 74.871, female, 2.x.1905, Ndola, Zambia.
C: First lamina divided into two islands: BM. 77.1041, male, 14.xii.1965, Queen Elizabeth Park, Uganda.
D: First lamina divided into a small anterior and a large posterior island: BM. 34.8.26.1, female, Sumbawanga, Tanzania.

with a posteriorly opening lower first lamina were found north of approximately 01.00 degrees south. Conversely, with one exception all specimens with an anteriorly opening lamina were collected from south of this latitude. The single exception came from Kanarok Hot Springs, Karamoja, Uganda (03.58' N 33.45' E). Here four specimens had posteriorly opening laminae and one (BM. 71.187) had the anterior type. The distribution of these two lamina types is shown in Fig. 10. The lamina type with two islands was found to be randomly distributed throughout the taxon's range, whilst the first lamina divided into a small anterior island and a large posterior island was found in a single specimen from Sumbawanga, Tanzania (07.58' S 31.36' E).

The above findings agree with Petter (1959) and Davis (1966) who found that *T. valida* from the northern savanna could be separated from those from the south by lamina type. In the present study the two populations, which would appear to be geographically discrete, are considered to be distinct subspecies, although the exact rank in the taxonomic hierarchy of such allopatric populations is difficult to determine. The southern race is the nominate and includes in its synonymy the forms; *neavei*, *liodon* and *taborae*. The northern race is *T. v. kempi* and includes the forms *ruwenzorii*, *beniensis*, *lucia*, *smithi*, *dundasi*, *nigrita*, *dichrura*, *benvenuta*, *soror*, *flavipes* and possibly *welmanni*, *giffardi*, *gambiana* and *hopkinsoni* from West Africa.

Distribution: The distribution of the two races of *T. valida* is shown in Fig. 4. The specimens from the Kwale area of coastal Kenya have provisionally been included in the nominate race. Otherwise all specimens from north-east Africa are referable to *T. v. kempi*.

Remarks: *Tatera valida* is reported by Vesey-FitzGerald (1964) to be an animal of secondary and perimeter valley grasslands and cultivated areas in highlands in Tan-

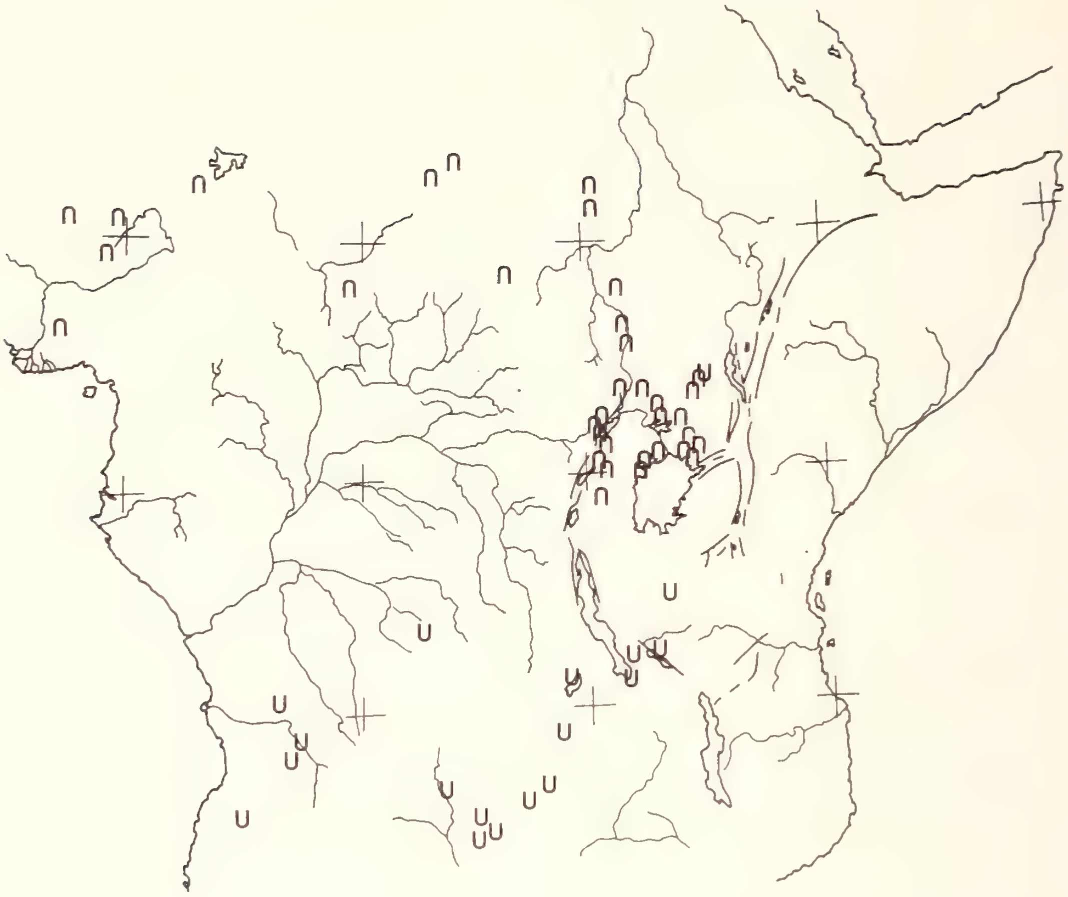


Fig. 10: Distribution of two lamina types of *Tatera valida.*
∩ = First lamina open posteriorly
U = First lamina open anteriorly

zania and Zambia. Verheyen & Verschuren (1966) who studied *T. valida* in the Garamba National Park, Zaire considered it to be a rodent typical of upland grassland savanna, while Delany (1975), in his work on the rodents of Uganda wrote that it favoured "'savanna particularly grassland' and that it "penetrated forests along the edges of tracks". *T. valida* is known to prefer well drained sandy soils, for according to Vesey-FitzGerald (1966) it is common in the sandy alluvium along rivers and in old gardens and woodlands where the soil had been loosened by cultivation. It is also known to colonise fallow land where the original forest and woodland have been cleared, (Kingdon, 1974). In Ethiopia, it was found in the Didessa and Abbai riverine valleys that extend into the Ethiopian plateau. According to Morris, Largen & Yalden (1975) *T. valida* was present in these valleys along with other typical savanna taxa, such as *Mus, Thryonomys* and *Lemniscomys striatus.*

Tatera valida, although known to feed on insects, including ants and orthopterans (Delany 1964) is primarily a grass eater during the rains whilst at other times it feeds on the underground parts of grasses and sedges (Vesey-FitzGerald, 1966). It lives in small groups in elaborately constructed burrow systems containing several tunnels, a terminal chamber and a nest. The system may have depth of up to 62 cm and cover an area approximately 2.7 x 1.4 m, (Delany, 1964). Females have three to four foetuses. Delany noted that in Uganda they were found to breed from May to July and September to December and that the testes were about 20 mm long at maturation.

Tatera* (*Gerbilliscus*) *boehmi (Noack, 1887)

Gerbillus boehmi Noack, 1887. — Zool. Jahrb., Syst., 2: 241, pl. 9., f. 11—13. Qua Mpala, Marunga, Northern Rhodesia.

Material: A total of 38 specimens from 20 localities were examined. Only two specimens were seen from north-east Africa, these came from western Uganda. Comparative material was seen from Malawi, Tanzania, Zaire and Zambia.

Diagnostic description: This is a medium-large species of *Tatera* with a greatest length of skull of between 42.0—45.2 mm, (Table 5). The tail which is noticeably long has a terminal tuft of pale (white) hairs. This character distinguishes *T. boehmi* from all other species in north-east Africa.

The skull has a relatively long and broad rostrum, (Plate 1). The mandible is also long. The braincase is deep in comparison to the other *Tatera* species studied and the dorsal profile is characteristically rounded. This results in the highest point of the skull being projected well above the lambda, (Plate 3e). Some individuals have an inflated superior posterior mastoid chamber of the tympanic bulla, the most marked example being a specimen (BM. 65.1281) from Kigoma, Tanzania (04.52' S 29.36' E).

The cheekteeth are broad and the cheekteeth row length is relatively long. The upper incisors are also broad and generally have two grooves, although these may be very faint. A minority of specimens have totally smooth upper incisors, a character shared with a minority of *T. valida* specimens. *T. boehmi* is the only *Tatera* in north-east Africa with orthodont as opposed to opisthodont incisors, (Fig. 3).

There is no data on the karyology of the species.

Variation: At present, there is insufficient data to determine if there is significant non-geographical or geographical variation within the species. Therefore following Davis (1975), it is here considered to be monotypic with the following forms included in its synonymy: *fallax*, *fraterculus* and *varia*.

Distribution: *Tatera boehmi* has a distribution essentially confined to eastern, central Africa, with only a very limited distribution into north-east Africa at two localities in the Ankole region of Uganda, (Fig. 11).

Remarks: *Tatera boehmi* has been generally recognised as belonging to a separate subgenus *Gerbilliscus* on account of its double grooved incisors. This character is unique amongst the *Tatera* to *T. boehmi* and therefore the existing subgeneric name is here retained.

Tatera boehmi is a species of mainly high elevation woodlands and is according to Vesey-FitzGerald (1964) widespread without ever being abundant. It is most commonly found in *Brachystegia* woodland and is thought possibly to have been displaced from the lowland savanna of East Africa by the better adapted *T. valida* and *T. robusta* (Kingdon, pers. comm.).

Little is known of its biology. According to Delany (1964) lactating females collected in May at the time of the late rains in Malawi had two to five placental scars and a single female from Rwanda had five embryos.

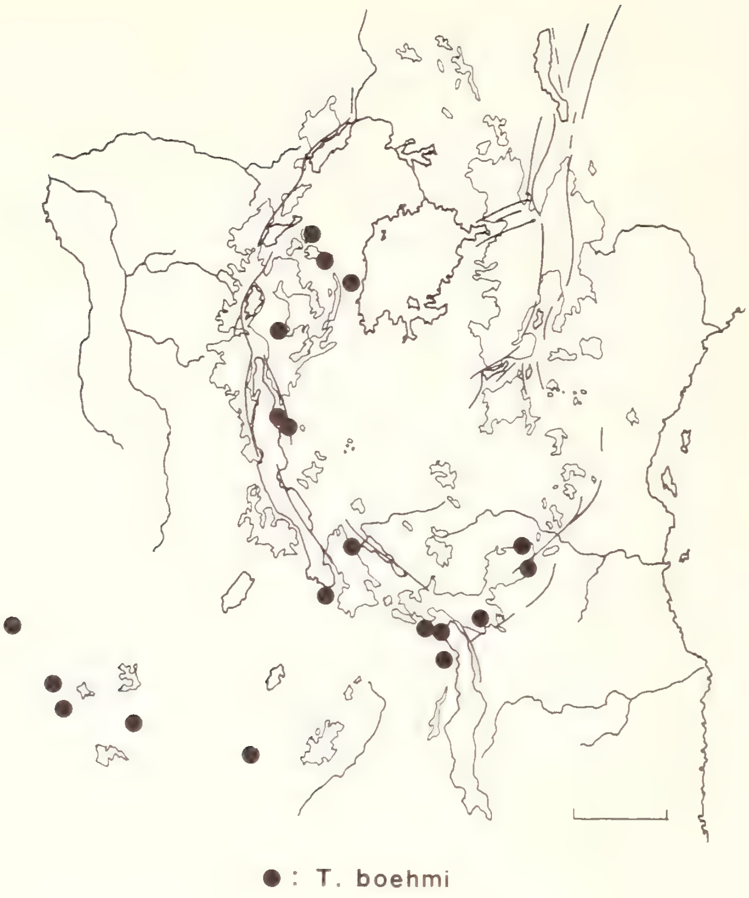


Fig. 11: Distribution of *Tatera boehmi.* Scale = 250 km.

Tatera indica (Hardwicke, 1807)

Dipus indicus Hardwicke, 1807. — Trans. Linn. Soc. Lond., 8: 279. Between Benares and Hardwar, United Prov., India.

Material: A total of 331 specimens of *Tatera indica* were examined from 125 localities in Kuwait, Iraq, Iran, Pakistan, India and Sri Lanka. Harrison (1972) lists additional material from Syria and Gaisler (1975) from Afghanistan.

Diagnostic description: This is a medium to large species of *Tatera* with a greatest length of skull of between 39.2—50.9 mm, (Table 6). The tail is characteristically tricolored with dark dorsal and ventral surfaces and a pale lateral stripe on each side, although in a very small minority of specimens (3 %, n = 166) the tail was found to be uniformly pale. All tails have a terminal tuft of dark hairs.

On average, skull length in *T. indica* exceeds in size that of *T. robusta*, *T. valida* and *T. phillipsi*, with specimens from northern Arabia, southern India and Sri Lanka being especially large. The rostrum is relatively long and narrow. In contrast to all *T. robusta*, *T. nigricauda*, *T. phillipsi* and the vast majority of *T. valida* and *T. boehmi* the mastoid chamber of the tympanic bullae of *T. indica* are inflated. In only one *T. indica* specimen was this found not to be the case. This specimen (BM. 20. 5. 1. 17) came from Anasigalla, Sri Lanka.

The cheekteeth are of intermediate width as compared to *T. robusta* and *T. valida* and the upper incisors are opisthodont and have a single clearly defined groove. The nasals extend well in front of the upper incisors, (Fig. 3).

The osteology of this species is of interest. For, although no significant difference was found in the morphology of the femur between *T. indica* and the African *Tatera* an examination of the humerus suggests that there may be a significant difference in this character. No specimen of *T. indica* was seen in the collection of the HZM with an entepicondylar foramen present at the distal end of the humerus. In contrast, all African *Tatera* examined for this character did have a foramen, except for a single *T. leucogaster* specimen (HZM. 25. 15094) from Malawi which exhibited both humerus types. This last specimen suggests a cautious interpretation of the character.

Khan & Beg (1975) examined the bacula of 41 specimens of *T. indica* from Pakistan. They found that the total shaft length and width of the baculum were useful criteria for separating juvenile specimens from subadults. However, they concluded that the baculum exhibited considerable individual variation and could not be considered a reliable taxonomic character.

The chromosomal formula of *T. indica* was given by Matthey (1953) as 2 N = 72, FN = 80. Of the two sex chromosomes, the X was a large metacentric and the Y an equally large submetacentric. Yosida & Ochai (1975) studied the karyology of *T. indica* specimens collected from Mysore and gave a formula of 2 N = 68, with a large metacentric X and a small acrocentric Y. Yosida (1981) further reported that there was chromosomal polymorphism in the *T. indica* from Mysore, with the smallest biarmed autosome pair having three chromosome types.

Variation: There is no significant sexual dimorphism. However, there is considerable geographical variation. Specimens from Kuwait, Iraq and western Iran have significantly larger skulls than the specimens from elsewhere in the range. The majority of these specimens also have a very marked inflation of the mastoid chamber of the tympanic bulla. In contrast the tail length is relatively short, seldom exceeding head and body length. A comparison of these specimens from the west of the range with those from eastern Iran and Pakistan is shown in Fig. 12. The two samples are discrete with a minimum of overlap. It is therefore proposed that the subspecific name *taeniura* be retained for the *T. indica* from northern Arabia and western Iran. This agrees with Harrison (1972) and Agrawal & Chakraborty (1981). However, it is also apparent that there is no clear geographical division between this race and that of the nominate to the east, there probably being a zone of intergradation in central and eastern Iran, although data are insufficient at present for a detailed assessment.

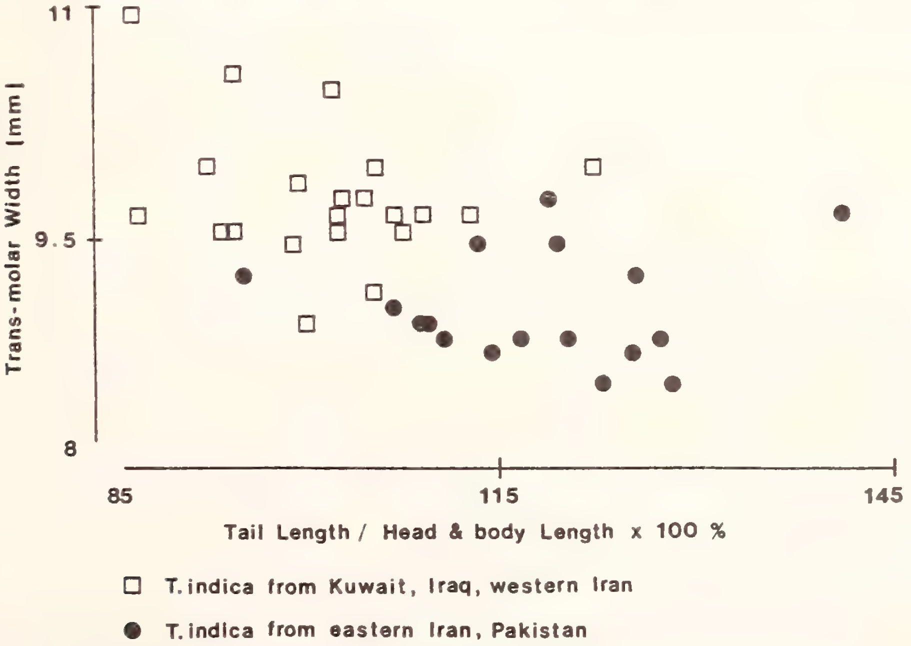


Fig. 12: Comparison of two populations of *Tatera indica*.

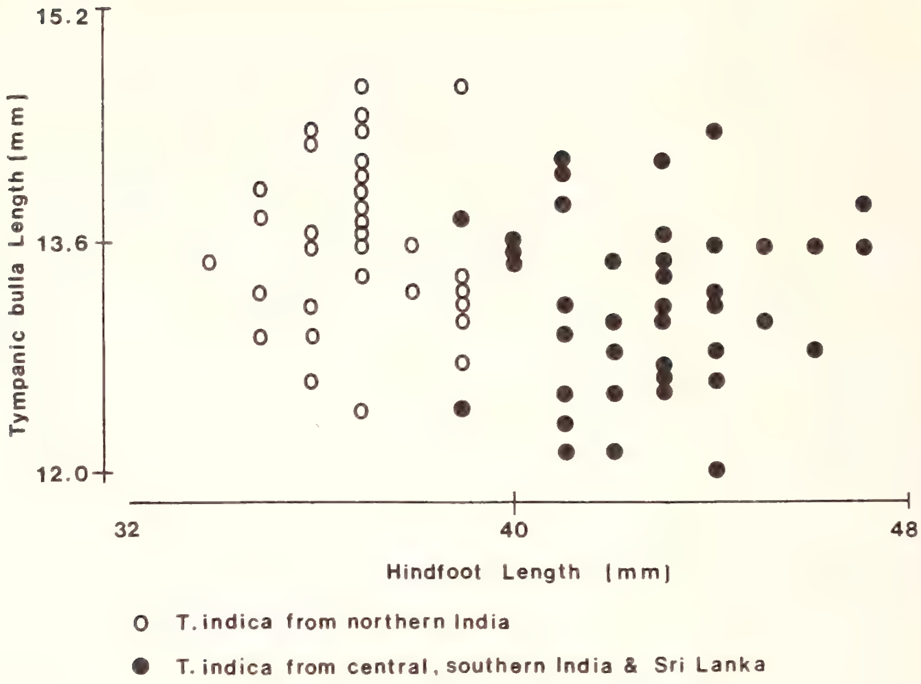


Fig. 13: Comparison of two populations of *Tatera indica.*

The following forms are included in the synonymy of *T. i. taeniura*: *bailwardi*, *pitmani* and probably *monticola.*

Geographical variation was not restricted to specimens from the west of the species range. Data collected for this study suggest that specimens from central southern India and Sri Lanka have significantly longer tails and hindfeet than those from northern India. The majority of cranial measurements were also larger with the notable exception of tympanic bulla length. This character exhibits a clinal decrease in size towards the south of India, with the specimens from Sri Lanka having the smallest and least inflated bullae of the species. When data for hindfoot length was combined with that of the cranial measurements it could be seen that specimens from south of approximately 22.00' N were distinct morphologically from the majority of the northern specimens. Fig. 13 shows that the two samples are essentially discrete, although it is appreciated that a minority of specimens may be impossible to assign to one subspecies or another, without *a-priori* knowledge of the locality. Nevertheless, it is proposed here that following Agrawal & Chakraborty (1981), *T. i. cuvieri* be retained as a valid subspecies. The boundary between this race and the nominate to the north is considered to be the series of hill ranges, including the Saptura Range, the Maikal Range and the Hazaribag Range, that run from west to east across central northern India. There would appear to be little justification for maintaining the form *ceylonica* for the Sri Lankan *Tatera*, although the tympanic bullae are the least inflated of all the *T. indica* seen. This form along with *hardwickei* is therefore included in the synonymy of *T. i. cuvieri.*

The nominate race with a range that encompasses eastern Iran, Afghanistan, Pakistan and northern India includes the following forms in its synonymy: *otarius*, *persica*, *dunni*, *sherrini* and probably *scansa.*

Distribution: *Tatera indica*, which is the only species of the genus in Asia, has an extensive range from Syria through to Sri Lanka. The distribution of the three races is shown in Fig. 14.

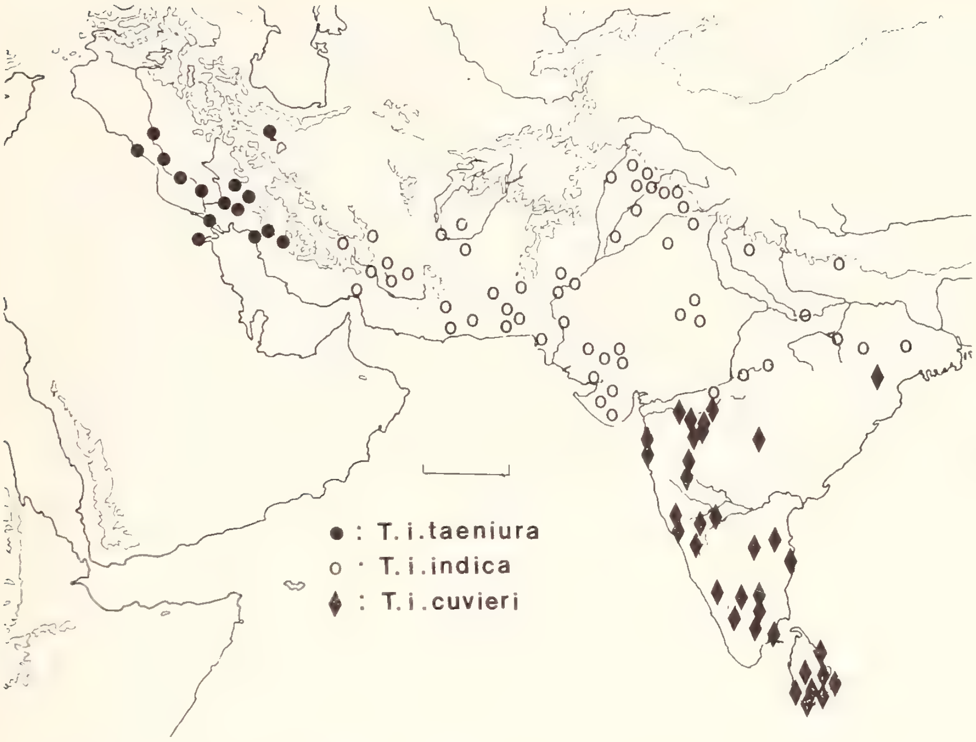


Fig. 14: Distribution of the three races of *Tatera indica*. Scale = 500 km.

Remarks: *Tatera indica* is a highly adaptable animal, although unlike the true psammophilic Gerbillinae it is considered to be a water dependent gerbil and according to Misonne (1975) requires green vegetation throughout the year. Where *T. indica* is present in particularly dry areas, such as Rajasthan it is usually found in the vicinity of human habitation, (Prakash & Rana, 1973).

The literature on the ecology of *T. indica* is extensive. This is in part a reflection of its abundance on the subcontinent, in part because it is a vector of disease (Misonne, 1957) and in part because of its propensity to destroy crops (Kumari & Khan, 1978). Harrison (1972) and Roberts (1977) give a general overview of the ecological literature and additional information is available from papers such as Prakash (1975), Prakash, Jain & Rana (1975), Beg, Yaseen & Rana (1980), Garg & Chanda (1982) and George, Joy & Abraham (1982). Mann (1975, 1977) looked specifically at the feeding habits of *T. indica* whilst Mann & Bindra (1979) discussed the reproduction.

Key to North-East African & Asian *Tatera*

1:	Superior, posterior mastoid chamber of tympanic bulla inflated, (Fig. 15) or specimen comes from Sri Lanka	2
	Mastoid chamber of tympanic bulla not inflated	3
2:	Tail tricolored, dark above and below with lateral stripe	*T. indica*
	Tail bicolored or with no differentiation between dorsal and ventral aspect	3
3:	Tail relatively short, normally less than head and body length, and without terminal tuft of hairs or pale tip. Rostral length normally less than 36.2 % of greatest length of skull	*T. valida*
	Tail longer than head and body length. Rostral length normally in excess of 36.2 % of greatest length of skull	4

4: Tail never with dark ventral aspect and normally with pale hairs (above and below) on tip, orthodont incisors, rounded dorsal profile of skull *T. boehmi*
Tail sometimes with dark ventral aspect but never with pale hairs above and below on tip, opisthodont incisors and flat dorsal skull profile 5

5: Tail always with a majority of dark hairs above and below. Rostral width normally exceeds 14 % of greatest length of skull. Rostrum with bulbous premaxillary bones *T. nigricauda*
Tail most often with pale hairs below. Rostral width normally less than 14 % of greatest length of skull. Rostrum with straight sided premaxillary bones 6

6: Greatest length of skull, breadth of braincase, trans-molar width normally less than 39.5 mm, 16.0 mm and 7.8 mm, respectively. *T. phillipsi*
Greatest length of skull, breadth of braincase, trans-molar width normally exceeds 39.5 mm, 16.0 mm and 7.8 mm, respectively. *T. robusta*

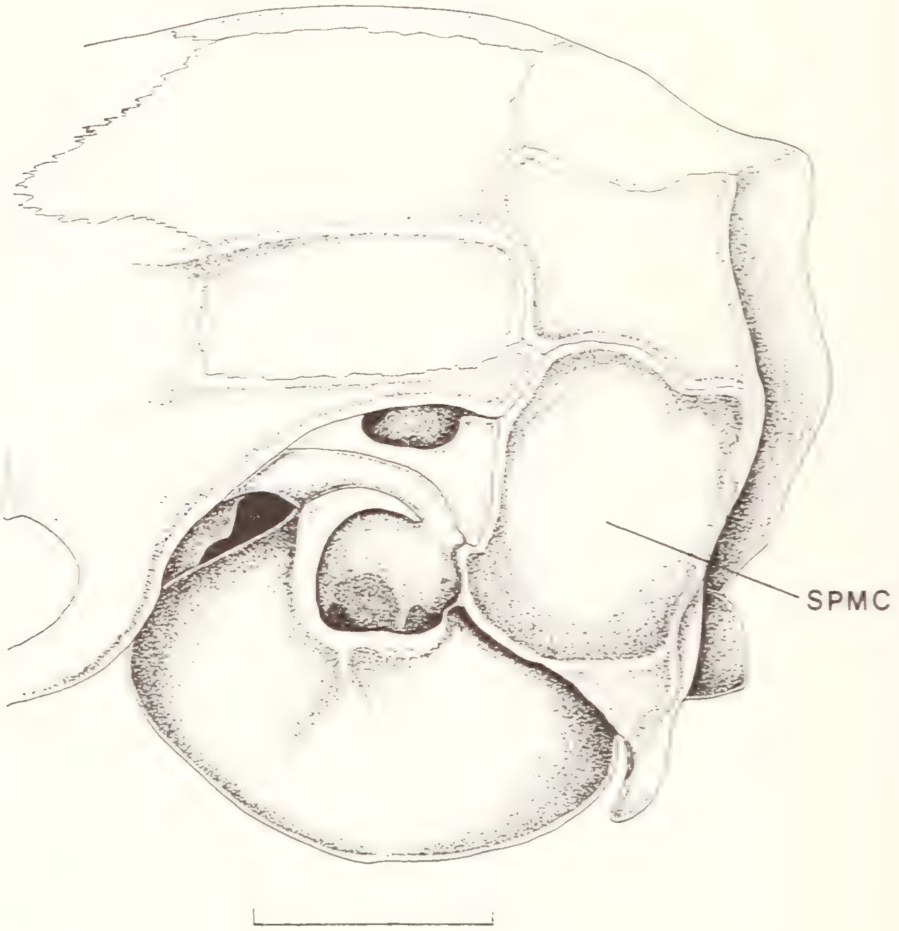


Fig. 15: Posterior cranial morphology of *Tatera indica*. SPMC = Superior posterior mastoid chamber of tympanic bulla. Scale = 5 mm.

Zoogeographic and evolutionary discussion

The genus *Tatera*, although present in Africa and southern Asia has a disjunct distribution, being absent from North Africa, the Levant and most of peninsular Arabia (Fig. 16). There has been considerable speculation as to its possible geographical origin, with Tchernov (1975) suggesting that *Tatera* evolved in Asia and subsequently dispersed into Africa and Ranck (1968) and Pavlinov (1982) taking the opposite view.

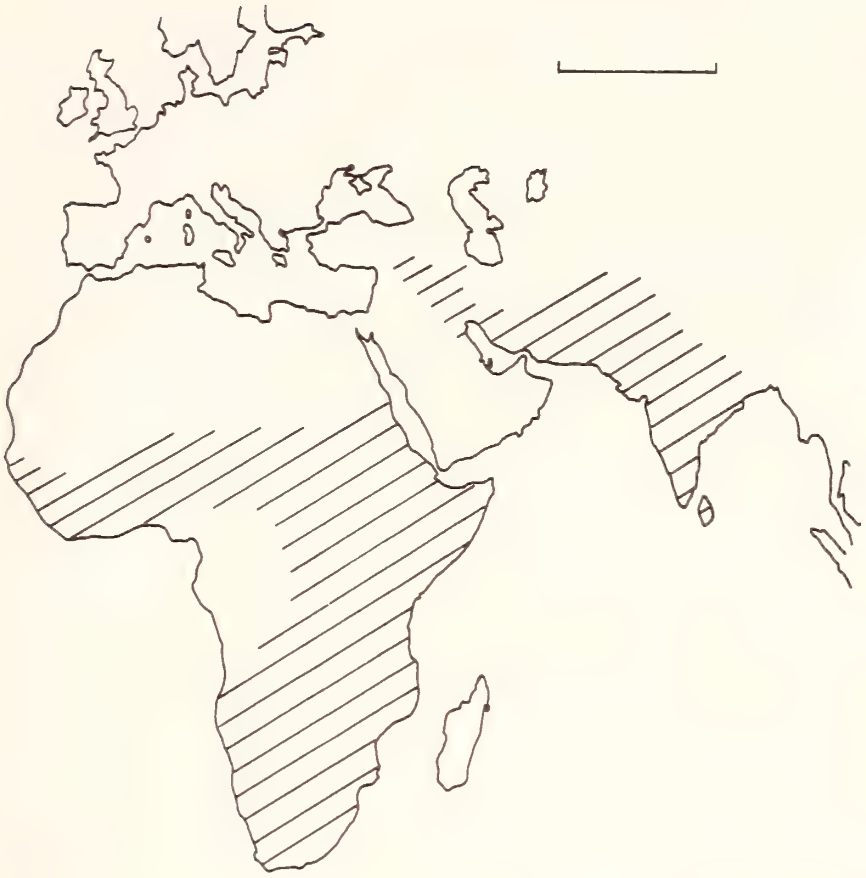


Fig. 16: Approximate geographical range of the genus *Tatera* (after Ellerman, 1941). Scale = 2000 km.

It is here proposed that *Tatera* originated in Africa sometime during the Early Pliocene. It is known from the fossil record of the Middle Pliocene of East Africa, having been recovered, according to Wesselman (1984) from two sites in Tanzania, Laetolil (3.7 million years b. p.) and Olduvai (Beds 1 & 2) and from Omo in Ethiopia (3.15—1.98 m. y. b. p.). By the Late Pliocene/Early Pleistocene the genus was evidently widespread within the continent, with specimens found not only in East but also in South Africa, (Lavocat, 1957; De Graaf, 1960; Davis, 1962). There is no well substantiated evidence of fossil *Tatera* in Asia.

The greater diversity of *Tatera* and *Tatera* like gerbils in Africa also points to an African origin of the animal. For, whilst the genus is monospecific in Asia there are at least nine extant African species. Additionally, there are two genera, *Taterillus* and *Gerbillurus,* which are considered by Chaline, Mein & Petter (1977), Pavlinov (1982) and Qumsiyeh (1986) to be close phylogenetically to *Tatera* and which have never been found outside Africa. Both *Taterillus* and *Gerbillurus* have relatively broad geographical ranges, are polyspecific and in the case of *Gerbillurus* at least, are known to date from the Pliocene, (Jaeger, 1979). In contrast, in Asia there are no genera which have close affinities to *Tatera.*

It is not known when *Tatera* first appeared in Asia. However, the fact that *T. indica* is a distinct, polytypic species suggests that the dispersal and subsequent isolation is not a recent phenomenon. This view is supported by two characters. First, the vast majority of *T. indica* have the apparently derived character of the inflated superior, posterior mastoid chamber of the tympanic bulla. In contrast, only 2.9 % of the 1029

African *Tatera* examined exhibited this character. Second, *Tatera indica* has a higher proportion of specimens with primitive tooth types. That is to say the first lamina of the lower first molar is divided into two enamel islands as compared to the "more advanced" single island. Twenty seven percent of the 122 *T. indica* specimens examined had a primitive tooth type. This compared with just 4.4 % (of the 456 specimens examined for this character) of the north-east African *Tatera.*

However, the fact that *T. indica* has more characters in common with the three species of the *T. robusta* group (*T. robusta, T. nigricauda & T. phillipsi*), than this group has with *T. valida* and *T. boehmi* suggests that Pavlinov (1982) was wrong to favour the view that the Asian *Tatera* were isolated as early as the border of the Miocene/Pliocene. It would seem most likely that dispersal into Asia and subsequent isolation occurred sometime in the Pleistocene or at the earliest in the Late Pliocene.

There are at present, insufficient data to determine with certainty the route taken by the *Tatera* entering Asia. However, it would not appear to be by way of the Sinai landbridge and the Levant. For the exhaustive palaeontological research undertaken in this region by workers such as Tchernov (1968, 1975, 1984) has yet to record a single *Tatera* specimen. Possibly the Sahara, which is believed to date from the Late Miocene (Maley, 1980) has always acted as a barrier to the northern dispersal of *Tatera,* although, it is also apparent that there have been times of a much more temperate climate in North Africa when conditions would appear to have been favourable for this gerbil, (Livingstone, 1975). Perhaps *Tatera* was unable to compete in northern Africa, Sinai and the Levant with the well established Asiatic genus *Meriones,* and in particular with *M. tristrami* and its sibling species *M. shawi.* This would certainly appear to be the case today, as the distribution of *T. indica* and *M. tristrami* in northwestern Arabia is essentially parapatric. Both species are water dependent (Petter, 1957; Harrison, 1972) and occupy similar niches.

An alternative explanation is that *Tatera* dispersed into Asia via a southern landbridge, crossing the Red Sea basin, during a period of marked regression. It is known that considerable eustatic changes have occurred in the region and that as recently as 18,000 years b. p., during the Wurm II glacial, the area to the north of Straits of Bab-el-Mandab was dry land (Olausson, 1971). Other regressions may have occurred prior to this, during previous glacial epochs. The occurrence of intermittent landbridges would possibly account for the presence of essentially Asiatic rodents, such as *Golunda, Millardia* and *Saidomys* in the Late Pliocene/Early Pleistocene deposits of Hadar, Ethiopia (Sabatier, 1979), (although see Musser (1987) for alternative views), as well as the existence of the extant species *Arvicanthis niloticus, Praomys fumatus, Papio hamadryas, Ichneumia albicauda, Crocidura somalica* and possibly *Tragelaphus imberbis* in southern Arabia (Harrison, 1964, 1968, 1972; Büttiker, 1982; Hutterer & Harrison (1988).

The fact that *Tatera* has not been collected from the southern Arabian peninsula in recent times may reflect its extinction as a result of the increasing aridity that has occurred in the region. The most recent period of dessication began some 17,000 years b. p.. In the Pliocene and even the Late Pleistocene the region was relatively moist, (Al-Sayari & Zotl, 1978). The fact that no fossil evidence of *Tatera* has been seen from southern Arabia may result from the lack of palaeontological studies conducted in the region.

From southern Arabia *Tatera* could have reached the Indian subcontinent either by way of the west coast of the Persian Gulf and the Iranian seaboard or alternatively it may have crossed the Persian Gulf itself. The Gulf is known to be a relatively recent structure and there have been times of marked regression when the Gulf was dry as far as the Straits of Hormuz (Kassler, 1973).

Little is known of the evolutionary history of *Tatera* in Africa. However, it is certain that the genus was evolving at a time of marked geophysical and climatic change within the continent, (Hamilton, 1982). The distribution of the two races of *T. valida* suggests that the species once had a continuous range which was subsequently split in two, possibly during a pluvial period. At such a time Lake Victoria would have flooded much of its hinterland (Kendall, 1969), rivers such as the Kagera and Katonga, would have been major obstacles to the movement of terrestrial life and the lowland forest would have expanded eastwards into Uganda and western Kenya, (Carcasson, 1964; Rodgers, Owen & Homewood, 1982). Grassland rodent species such as *Aethomys chrysophilus*, *Rhabdomys pumilio*, *Pelomys fallax* and *Lemniscomys griselda* (Davis, 1962) appear to have become isolated to the south of these physical and vegetational barriers. In the case of *T. valida*, populations would appear to have been isolated both to the north and south, hence their subspecific differentiation. Possibly with the drier conditions present in Africa today the distribution of *T. valida* will once more become continuous with intergradation in south-west Uganda and north-west Tanzania.

It is noticeable that to the north of Lake Victoria, the distribution of *T. valida* is confined to the south of the Asswa Lineament, whilst that of *T. robusta* is to the north (Fig. 4), hence their parapatric distribution. According to Denys et al. (1986), this lineament is an area characterized by upland ranges, plateaus and large volcanoes and is known to have influenced the distribution of modern faunas, especially rodents.

The two races of *T. nigricauda* are essentially distributed north and south of the Tana River, suggesting that the river acted as a barrier to gene flow between the northern and southern populations. A similar situation has been observed in the case of the giraffe, with *Giraffa camelopardalis reticulata* essentially but not completely confined to the north of the river and *G. c. tippelskirchi* to the south, (Stott, 1959). According to Keast (1965), the river is also a significant faunal barrier to the Hunter hartebeast (*Dalmaliscus hunteri*), the Dik-dik (*Rhynchotragus guntheri*), the Beisa Oryx (*Oryx beisa*) and Grevy's Zebra (*Equus grevyi*). Interestingly the Tana has had no such effect on *T. robusta*. The reason for this is not known.

The Eastern Rift Valley, with its abnormally low annual precipitation rate and associated arid vegetation (Denys et al., 1986), would appear to be a geographical barrier restricting the westward extension of the range of *T. nigricauda*. No specimens of this taxon were seen from west of the Rift. This is not the case for *T. robusta*, although a comparison of tail types from either side of the Rift does suggest that it may be a boundary limiting genetic exchange. Populations to the east have generally pale tail types whilst those to the west are comparatively dark. The difference in the distribution patterns of *T. nigricauda* and *T. robusta* may either reflect a greater ecological tolerance of *T. robusta* or possibly that *T. robusta* evolved prior to the major formation of the Rift, in the Plio-Pleistocene (Sutcliffe, 1985), whilst

T. nigricauda evolved east of the Rift and after its development. Interestingly, the distribution of *T. phillipsi*, which is known to favour drier habitat types (see above), is apparently confined to the Rift floor itself in Ethiopia and Kenya.

In general, little would appear to be known of the effect of the rift valleys on the distribution of taxa in Africa. Kingdon (1974) showed that *Gerbillus pusillus* does not cross the Eastern Rift Valley towards the western region of Kenya and that the range of *G. gerbillus* is restricted in East Africa to the north of the Western Rift Valley. Grubb (1978) thought the Rift valleys may have influenced the subspeciation of the hartebeast and the black rhinoceros and Keast (1965) showed that the north-western extension of the range of *Equus grevyi* was restricted by the Lake Rudolph-Rift valley line.

Acknowledgements

Many thanks are due to Dr David Harrison and all the staff of the Harrison Zoological Museum; to Jean Ingles and the staff of the BMNH; to Dr P. Morris and all who helped me at London University; to Dr & Mrs K. Stager, S. George, F. Petter, J. Roche, F. Dieterlen, G. Arbocco, L. Azzaroli, E. Van der Straeten, S. Anderson, I. Aggundey, N. Pendleton, J. Kingdon, F. Ansell and to Dr R. Hutterer for his advice with this manuscript.

Zusammenfassung

Es wird eine Revision der Gattung *Tatera* (Rodentia: Gerbillinae) in Asien und Nordostafrika vorgelegt. Sechs Arten werden unterschieden und definiert: *Tatera robusta*, *T. phillipsi*, *T. nigricauda*, *T. valida*, *T. boehmi* und *T. indica*. Das Taxon *T. minuscula* wird als *incertae sedis* eingestuft. Die Zoogeographie und Evolutionsgeschichte von *Tatera* wird diskutiert. Die Gattung evoluierte wahrscheinlich im Altpliozän in Afrika und breitete sich anschließend nach Asien aus, möglicherweise über eine südliche Landbrücke.

Bibliography

Agrawal, V. C. & S. Chakraborty (1981): Notes on the intraspecific variation in the Indian antelope-rat, *Tatera indica* (Hardwicke) (Mammalia: Rodentia). — Rec. zool. Surv. India 79 (1—2): 83—92.

Al-Sayari, S. S. & J. G. Zotl (1978): Quaternary period in Saudi Arabia. — Springer-Verlag.

Bates, P. J. J. (1985): Studies of gerbils of genus *Tatera*: The specific distinction of *Tatera robusta* (Cretzschmar, 1826), *Tatera nigricauda* (Peters, 1878) and *Tatera phillipsi* (De Winton, 1898). — Mammalia 49: 37—52.

— (1987): Systematics and Zoogeography of *Tatera* (Rodentia: Gerbillinae) of north-east Africa and Asia. — Unpubl. Ph. D. thesis. University of London.

Beg, M. A., M. Yaseen & S. A. Rana (1980): Pattern of rodent abundance in field crops near Faisalabad, Pakistan. — Pakistan J. Zool. 12: 183—188.

Büttiker, W. (1982): The Lesser Kudu (*Tragelaphus imberbis*) (Blyth 1869). — Fauna of Saudia Arabia 4: 483—487.

Carcasson, R. H. (1964): A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. — E. Afr. Wildl. J. 2: 122—157.

Chaline, J., P. Mein & F. Petter (1977): Les grandes lignes d'une classification evolutive des Muroidea. — Mammalia 41: 245—252.

Coe, M. (1972): The South Turkana Expedition. Scientific Papers IX. Ecological studies of small mammals of South Turkana. — J. Geogr. 138: 316—338.

Davis, D. H. S. (1949): The affinities of the South African Gerbils of the genus *Tatera*. — Proc. zool. Soc. Lond. 144: 1002—1018.

— (1962): Distribution patterns of Southern African Muridae with notes on some of their fossil antecedents. — Ann. Cape prov. Mus. 2: 56—76.

— (1965): Affinities of the South African gerbils of the genus *Tatera*, corrections and notes. — Proc. zool. Soc. Lond. 144: 323—326.

— (1966): Contribution to the revision of the genus *Tatera* in Africa. In: Proceedings of the Colloquium on African rodents. Brussels-Tervuren, 1964. — Annls. Mus. r. Afr. cent. (8) 144: 49—65.

— (1975): Genera *Tatera* and *Gerbillurus*. Part 6.4: 1—5. In: The Mammals of Africa: and identification manual. Meester J. & H. W. Setzer (Eds.). — Smithsonian Institution Press, Washington.

De Graaff, G. (1960): A preliminary investigation of the mammalian microfauna in Pleistocene deposits of caves in the Transvaal system. — Palaeont. afr. 7: 79—118.

Delany, M. J. (1964): An ecological study of the small mammals in the Queen Elizabeth Park, Uganda. — Revue Zool. Bot. afr. 70: 129—147.

— (1975): The Rodents of Uganda. — Brit. Mus. nat. Hist., London. 165 pp.

Denys, C., J. Chorowicz & J. J. Tiercelin (1986): Tectonic and environmental control on rodent diversity in the Plio-Pleistocene sediments of the African Rift System. pp. 363—372. In: Sedimentation in the African Rifts. Frostick, L. E. et al. (Eds.). — Geological Society Special Publication No. 25.

De Winton, W. E. (1898): Description of three new rodents from Africa. — Ann. Mag. nat. Hist. 7, 1: 251—254.

Dollman, G. (1912): A new gerbil from British East Africa. — Ann. Mag. nat. Hist. 8, 9: 219—220.

Ellerman, J. R. (1941): The Families and Genera of Living Rodents. Vol. 2. Family Muridae. — Brit. Mus. nat. Hist. 690 pp.

Frick, C. (1914): A new genus and some new species and subspecies of Abyssinian rodents. — Ann. Carneg. Mus. 9: 7—28. Pl. I—V.

Gaisler, J. (1975): Comparative ecological notes on Afghan rodents. (pp 59—74). In: Rodents in desert environments. Prakash, I. & P. K. Ghosh (eds). — Monographiae biol. 28. Junk, The Hague.

Garg, S. K. & S. S. Chanda (1982): A note on the population of gerbils in irrigated and unirrigated fields. — Indian J. Ecol. 9: 153—155.

Gautun, J. C., I. Sankhon & M. Tranier (1986): Nouvelle contribution a la connaissance des rongeurs du massif guineen des monts Nimba (Afrique occidentale). Systematique et apercu quantitatif. — Mammalia 50: 205—217.

George, C. M., P. J. Joy & C. C. Abraham (1982): Distribution, feeding habits and burrowing patterns of *Tatera indica cuverieri* (Waterhouse). — J. Bombay nat. Hist. Soc. 79: 296—301.

Grubb, P. (1978): Patterns of speciation in African Mammals. Bull. Carneg. Mus. nat. Hist. 6: 152—167.

Hamilton, A. C. (1982): Environmental history of East Africa: A study of the Quaternary. — Academic Press (London) Ltd. 328 pp.

Harrison, D. L. (1964): The Mammals of Arabia. vol. 1. Insectivora, Chiroptera, Primates. — Benn, London. 192 pp.

— (1968): The Mammals of Arabia. vol. 2. Carnivora, Hyracoidae, Artiodactyla. — Benn, London. 380 pp.

— (1972): The Mammals of Arabia. vol. 3. Lagomorpha, Rodentia. — Benn, London. 672 pp.

Hubert, B. (1978): Modern rodent fauna of the lower Omo valley, Ethiopia. — Bull. Carneg. Mus. nat. Hist. 6: 109—112.

Hutterer, R. & D. L. Harrison (1988): A new look at the shrews (Soricidae) of Arabia. — Bonn. zool. Beitr. 39 (1): 59—72.

Jaeger, J.-J. (1979): Les faunes de Rongeurs et de Lagomorphes du Pliocene et du Pleistocene d'Afrique orientale. — Bull. Soc. geol. Fr. 21: 301—308.

Kassler, D. (1973): The structural and geomorphic evolution of the Persian Gulf. (pp 11—32). In: The Persian Gulf. Purser, B. H. (Ed.). — Berlin: Springer-Verlag.

Keast, A. (1965): Interrelationship of two Zebra species in an overlap zone. — J. Mammal. 46: 53—66.

Kendall, R. L. (1969): An ecological history of the Lake Victoria Basin. — Ecol. Monographs 39: 121—176.

Kershaw, P. S. (1921): New Mammals from East Africa. — Ann. Mag. Nat. Hist. Lond. (9) 8: 565—568.

Khan, A. A. & M. A. Beg (1975): A description of the baculum of *Tatera indica*. — Pakistan J. Zool. 7: 96—98.

Kingdon, J. (1971): East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. vol. 1. — Academic Press, London, New York. 446 pp.

— (1974): East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. vol. 2b. (Hares, Rodents). — Academic Press, London, New York. 704 pp.

Kumari, P. V. & J. A. Khan (1978): Food preferences of the gerbil *Tatera indica indica* Hardwicke. — Zoological J. Linn. Soc. 64: 51—58.

Lataste (1882): *Tatera*. Le Naturaliste, 4: no. 16, p. 126.

Lavocat, R. (1957): Sur l'age des grottes a faunes de rongeurs des australopitheques. In: Proc. 3rd pan-African congress on prehistory. Livingstone 1955. Desmond Clarke, J. & S. Cole (Eds.). — London: Chatto & Windus.

Livingstone, D. A. (1975): Late Quaternary climatic change in Africa. A. Rev. Ecol. Syst. 6: 249—280.

Lönnberg, E. (1918): Mammiferes recueillis dans la region du Mont Elgon par le Dr Bayer, en 1914. — Revue Zool. afr. 5: 172—192.

Maley, J. (1980): Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique: leur consequence sur l'apparition du Sahara et de sa vegetation. In: The Sahara and the Nile. Williams M. A. J. & H. Faure, (Eds.). 87—118. — Balkema, Rotterdam.

Mann, G. S. (1975): Crop preference of rodents at Ludhiana, India. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 72: 383—391.

— (1977): New record of Indian gerbil, *Tatera indica* as predator on the alate forms of the termites at Ludhiana (Punjab). — J. Bombay nat. Hist. Soc. 74: 162.

— & O. S. Bindra (1979): Reproductive activity of 4 species of field rats in crop fields at Ludhiana, India. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 76: 501—507.

Matthey, R. (1953): Les chromosomes des Muridae. Revision critique et materiaux pour servir a l'histoire de l'evolution chromosomique chez ces Rongeurs. — Rev. suisse Zool. 60: 225—283.

— (1969): Chromosomes de Gerbillinae. Genres *Tatera* et *Taterillus*. — Mammalia 33: 522—528.

— & F. Petter (1970): Etude cytogenetique et taxonomique des 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de Republique Centafricaine (Rongeurs, Gerbillidae). — Mammalia 34: 585—598.

Misonne, X. (1957): Mammiferes de la Turquie Sud-Orientale et du Nord de la Syrie. — Mammalia 21: 53—67.

— (1975): The rodents of the Iranian deserts. In: Rodents in desert environments. Prakash, I. & P. K. Ghosh (Eds.). — Monographiae biol. 28: 47—58. Junk, The Hague.

Morris, P., M. J. Largen & D. W. Yalden (1975): Notes on the biogeography of the Blue Nile Gorge in Ethiopia. In: Biology of the Nile. Rzoska, J. (Ed.). — Monographiae biol. 29: 233—242, Junk, The Hague.

Musser, G. (1987): The occurrence of *Hadromys* (Rodentia: Muridae) in Early Pleistocene Siwalik Strata in Northern Pakistan and its bearing on biogeographic affinities between Indian and Northeastern African Murine faunas. — Amer. Mus. Novitates 2883: 1—36.

Neal, B. R. (1982): Reproductive biology of three species of gerbils (genus *Tatera*) in East Africa. — Z. Säugetierk. 47: 287—296.

— (1984): Seasonal feeding habits of small mammals in Kenya. — Z. Säugetierk. 49: 226—234.

Olausson, E. (1971): Quaternary correlations and the geochemistry of oozes. In: The Micropalaeontology of Oceans. Funnel, B. M. (Ed.). — Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Osgood (1936): Zool. Ser. Field. Mus. nat. Hist. 20: 230.

Pavlinov, I. Ya. (1982): Phylogeny and classification of the subfamily Gerbillinae. — Bull. Moscow nat. Hist. Soc. 87: 19—31.

Petter, F. (1957): Liste commentee des especes de gerbillides de Palestine. — Mammalia 21: 241—257.

— (1959): Evolution du dessin de la surface d'usure des molaires des Gerbillides. — Mammalia 23: 304—315.

Prakash, I. (1975): The population and ecology of the rodents of the Rajastan desert, India. In: Rodents in desert environments. Prakash, I. & P. K. Ghosh (Eds.). — Monographiae biol. 28: 75—116. Junk, The Hague.

—, A. P. Jain & B. D. Rana (1975): A study of field population of rodents in the Indian desert. iv. Ruderal habitat. — Z. angew. Zool. 62: 339—348.

— & B. D. Rana (1973): A study of field population of rodents in the Indian desert. III. Sand dunes in 100 mm rainfall zone. — Z. f. angewandte Zool. 60: 31—41.

Qumsiyeh, M. B. (1986): Phylogenetic studies of the rodent family Gerbillidae: I. Chromosomal evolution in the southern African complex. — J. Mammal. 67: 680—692.

Ranck, G. L. (1968): The Rodents of Libya. Bulletin 275. — Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 264 pp.

Roberts, T. J. (1977): The Mammals of Pakistan. — Earnest Benn Ldt., London. 361 pp.

Rodgers, W. A., C. F. Owen & K. M. Homewood (1982): Biogeography of East African forest mammals. — J. Biogeogr. 9: 41—54.

Sabatier, M. (1979): Les rongeurs fossiles de la formation de Hadar et leur interet paleoecologique. — Bull. Soc. geol. France (7) 21: 309—311.

Senzota, R. B. M. (1983): The plains gerbil. — Mammalia 47: 583—585.

— (1984): The habitat, abundance and burrowing habits of the gerbil, *Tatera robusta*, in the Serengeti National Park, Tanzania. — Mammalia 48: 185—195.

Stott, K. J. (1959): Giraffe intergradation in Kenya. — J. Mammal., 40: 251.

Sutcliffe, A. J. (1985): On the track of Ice Age mammals. — Brit. Mus. nat. Hist. 224 pp.

Tchernov, E. (1968): Succession of rodent faunas during the Upper Pleistocene of Israel. — Mammalia depicta: 1—152, Verlag Paul Parey. Berlin.

— (1975): Rodent faunas and environmental changes in the Pleistocene of Israel. (pp 331—362). In: Rodents in desert environments. Prakash, I. & P. K. Ghosh, (Eds.). — Monographiae biol. 28. Junk, The Hague.

— (1984): Faunal turnover and extinction rate in the Levant. 528—552. In: Quaternary extinctions — A prehistoric revolution. Martin P. S. & R. G. Klein (Eds.). — The University of Arizona Press. Tuscon, Arizona. 892 pp.

Tranier, M. (1974): Dimorphisme chromosomique dans une population de *Tatera* du sud du Tchad (Rongeurs, Gerbillides). — Mammalia 38: 224—233.

Verheyen, W. N. & J. Verschuren (1966): Rongeurs et Lagomorphes. — Inst. Parcs Natn. Congo Belge, Brussels, Explor. Parc natn. Garamba, Miss H. de Saeger; 50.

Vesey-Fitzgerald, D. F. (1964): Mammals of the Rukwa Valley. — Tanganyika Notes Rec. 62: 61—72.

— (1966): The habits and habitats of small rodents in the Congo River catchment region of Zambia and Tanzania. — Zool. Afr. 2: 111—122.

Wesselman, H. B. (1984): The Omo micromammals. Systematics and Paleoecology of Early Man Sites from Ethiopia. — Publ. S. Karger. 219 pp.

Yalden, D. W., M. J. Largen & D. Kock (1976): Catalogue of the mammals of Ethiopia. 2 Insectivora and Rodentia. — Monitore zool. ital. Supp. 8 (1): 1—118.

Yosida, T. H. (1981): Chromosome polymorphism of the large naked-soled gerbil, *Tatera indica* (Rodentia, Muridae). — Jap. J. Genet. 56: 241—248.

— & Y. Ochiai (1975): Karyotype and chromosome polymorphism in Indian gerbil *Tatera indica*. — Rep. natn. Inst. Genet. Misima 26: 36—37.

Dr. Paul J. J. Bates, Harrison Zoological Museum, St. Botolph's Road, Sevenoaks, Kent TN13 3AQ, England.

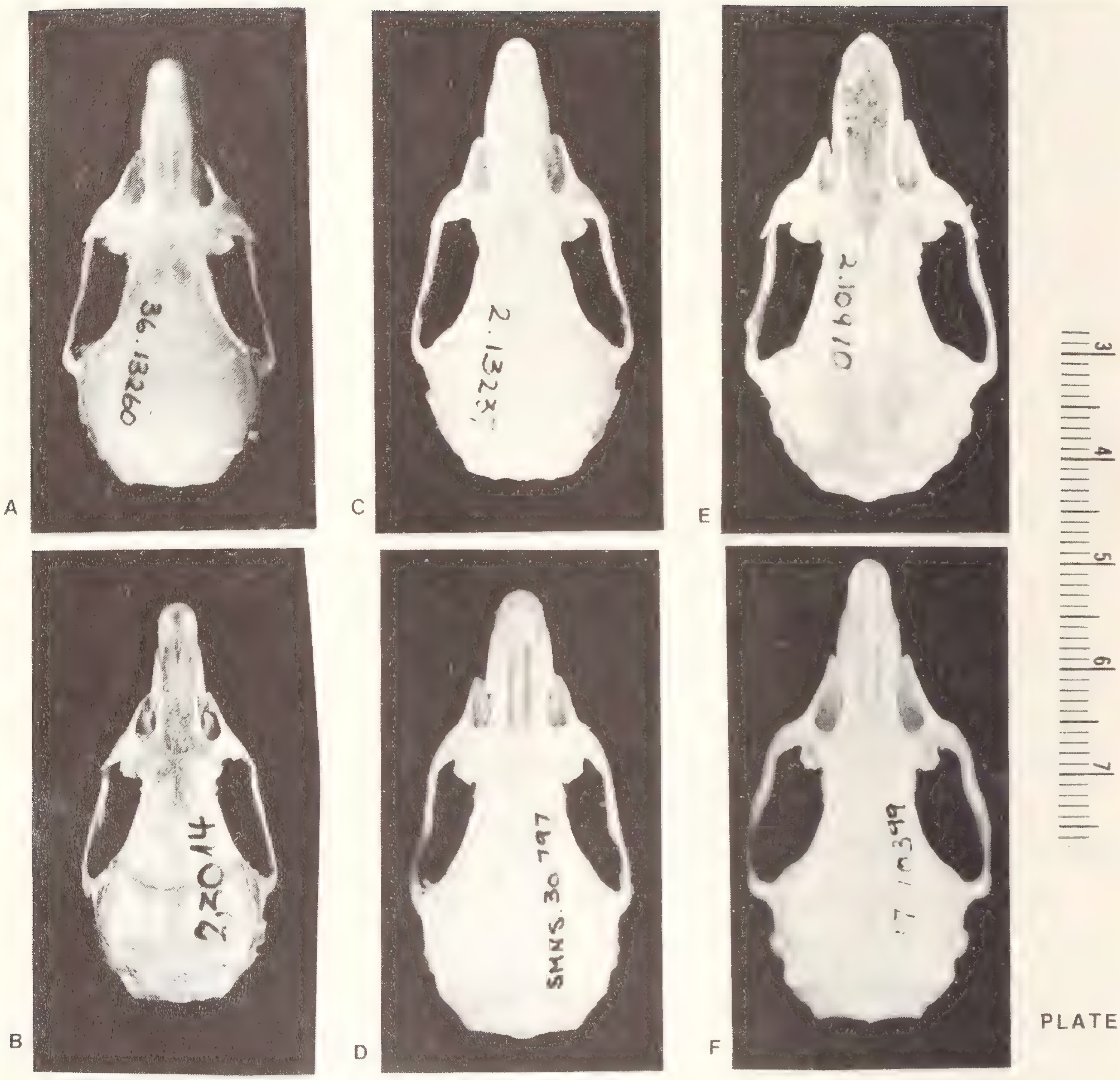

A
36.13260
C
2.13237
E
2.10970
3
4
5
6
7
B
22014
D
SMNS. 30797
F
17.10399

PLATE 1

Plate 1: Cranial morphology of the six species of *Tatera* found in north-east Africa and Asia — dorsal view.

A: *T. robusta*, HZM. 36.13260, female 13.iii.1983, Kyamunyuu, Machakos District, Kenya.

B: *T. phillipsi*, SMNS. 23014, female, 31.vii.1973, Arba Minch, Ethiopia.

C: *T. nigricauda*, HZM. 2.13237, male, 6.viii.1983, Manzani-Makyeni, Machakos District, Kenya.

D: *T. valida*, SMNS. 30797, male, 4/5.ii.1979, Nagishot/Didinga Mts., Sudan.

E: *T. boehmi*, HZM. 2.10970, female, 4.viii.1973, Kasombu Stream, Zambia.

F: *T. indica*, HZM. 17.10399, —, 21.ii.1979, Vikas Vidyalaya, Ranchi, Bihar, India.

Scale = mm & cm

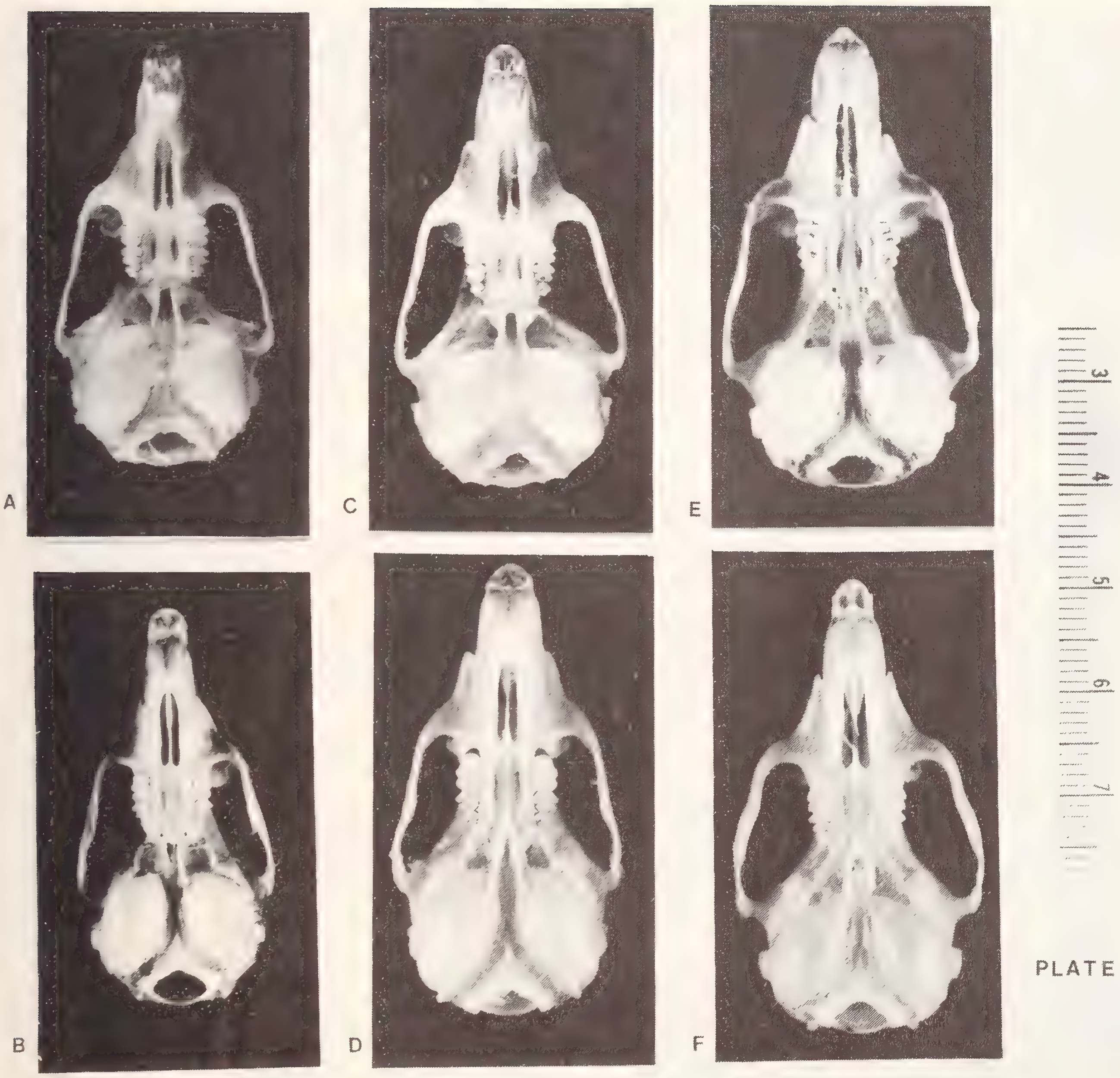


PLATE 2

Plate 2: Cranial morphology of the six species of *Tatera* found in north-east Africa and Asia — ventral view. (Specimens as in Plate 1).

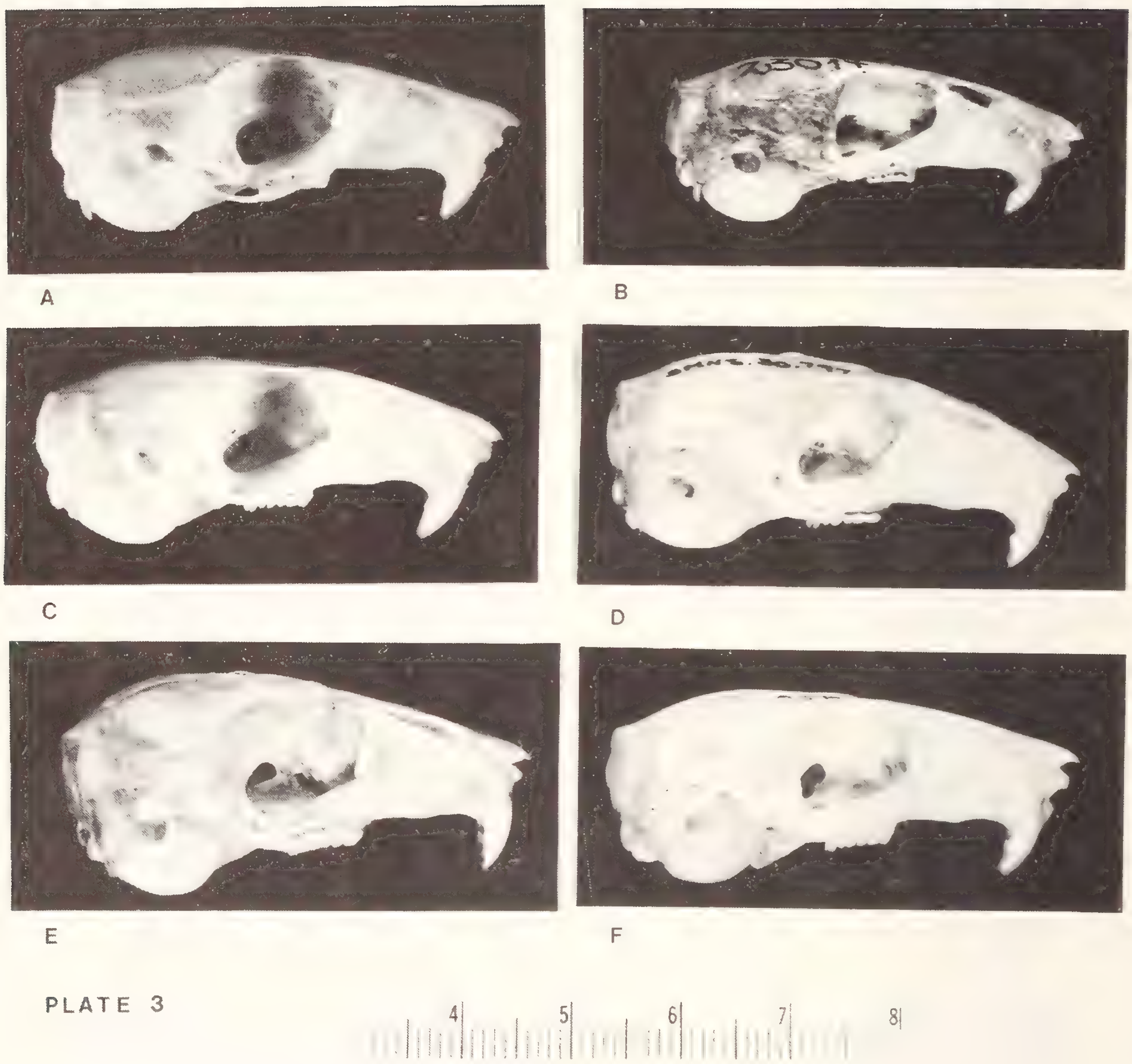


PLATE 3

Plate 3: Cranial morphology of the six species of *Tatera* found in north-east Africa and Asia — lateral view. (Specimens as in Plate 1).

Table 1: *Tatera robusta.*

	sex	mean	range	S. D.	n
External measurements					
HB	male	152.2	120 −190	12.6	74
	fem.	148.1	111 −200	11.9	69
TAIL	male	177.1	125 −215	16.1	74
	fem.	177.9	137 −200	13.4	65
HF	male	35.3	21 − 40	2.6	81
	fem.	35.6	25 − 42	2.9	68
E	male	20.9	13 − 28	2.3	81
	fem.	21.2	17 − 25	1.4	68
Cranial & dental measurements					
GTL	male	41.9	39.0− 44.7	1.2	67
	fem.	41.9	39.6− 43.7	1.0	63
CBL	male	37.5	35.1− 40.5	1.2	74
	fem.	37.4	35.2− 39.4	1.0	65
ZB	male	21.1	19.5− 22.4	0.7	65
	fem.	20.9	19.1− 22.2	0.8	56
BB	male	16.9	16.0− 17.9	0.4	77
	fem.	16.9	15.8− 17.8	0.5	69
IC	male	7.3	6.3− 8.4	0.4	75
	fem.	7.3	6.5− 8.4	0.5	74
RW	male	5.7	5.0− 6.2	0.3	86
	fem.	5.6	5.1− 6.1	0.2	74
RL	male	16.0	14.6− 17.5	0.6	85
	fem.	15.9	14.6− 17.0	0.6	75
TMW	male	8.5	7.8− 9.1	0.3	85
	fem.	8.5	7.5− 9.4	0.4	74
TB	male	12.5	11.4− 13.4	0.4	74
	fem.	12.5	11.4− 13.4	0.5	66
TBW	male	16.9	15.0− 18.6	0.9	66
	fem.	17.0	14.8− 18.8	1.0	64
OH	male	10.0	9.2− 10.8	0.4	65
	fem.	10.1	9.2− 10.9	0.4	63
ML	male	25.9	23.8− 28.0	0.9	77
	fem.	25.7	24.0− 27.4	0.9	64
MXC	male	6.6	5.9− 7.2	0.3	83
	fem.	6.5	5.8− 7.1	0.3	70
MXCW	male	2.2	2.0− 2.4	0.1	87
	fem.	2.2	2.0− 2.4	0.1	76
MDC	male	6.2	5.5− 7.0	0.3	85
	fem.	6.1	5.6− 6.9	0.3	73
IH	male	7.1	6.3− 7.8	0.4	59
	fem.	6.9	6.2− 8.0	0.4	58
IW	male	3.4	3.0− 3.8	0.2	60
	fem.	3.3	2.8− 3.9	0.2	58
Osteological measurements					
GLF	male	31.1	25.4− 33.4	2.1	12
	fem.	31.1	29.0− 31.9	1.0	9
GLH	male	19.9	18.3− 20.7	0.8	8
	fem.	19.3	18.6− 19.9	0.7	4
Body weight (after Neal, 1982)					
TOT	male	103	80 −152	—	—
	fem.	102	80 −130	—	—
EVIC	male	91	70 −130	—	—
	fem.	85	70 −100	—	—

Table 2: *Tatera phillipsi.*

	sex	mean	range	S. D.	n
		External measurements			
HB	male	144.0	143 −145	—	2
	fem.	136.3	116 −145	8.9	9
TAIL	male	186.0	183 −189	—	2
	fem.	174.1	162 −185	11.3	9
HF	male	35.5	35 − 36	—	2
	fem.	34.0	32 − 37	1.9	10
E	male	19.0	18 − 20	—	2
	fem.	19.2	17 − 21	1.2	9
		Cranial & dental measurements			
GTL	male	38.9	37.3− 40.9	1.8	3
	fem.	38.4	37.6− 39.4	0.6	9
CBL	male	34.4	33.0− 36.4	1.8	3
	fem.	34.4	33.5− 35.0	0.5	8
ZB	male	18.6	17.8− 19.4	—	2
	fem.	18.9	18.2− 19.4	0.4	6
BB	male	15.6	15.2− 15.8	0.3	4
	fem.	15.8	15.4− 16.6	0.4	9
IC	male	6.4	5.9− 6.8	0.4	4
	fem.	6.7	6.3− 7.0	0.3	10
RW	male	5.1	4.9− 5.3	0.2	4
	fem.	5.1	4.8− 5.5	0.2	10
RL	male	14.8	13.9− 15.7	0.9	4
	fem.	14.8	14.1− 15.7	0.5	11
TMW	male	7.6	7.3− 7.9	0.3	4
	fem.	7.8	7.4− 8.3	0.3	10
TB	male	11.6	11.5− 11.8	0.2	3
	fem.	11.8	11.4− 12.4	0.3	9
TBW	male	14.6	14.0− 15.2	0.6	3
	fem.	15.5	14.6− 16.7	0.8	8
OH	male	9.3	9.0− 9.6	0.3	3
	fem.	9.5	9.1− 10.0	0.4	8
ML	male	23.4	22.1− 24.6	1.3	3
	fem.	23.0	22.3− 23.5	0.4	8
MXC	male	5.8	5.4− 5.9	0.4	4
	fem.	5.9	5.6− 6.2	0.2	9
MXCW	male	2.0	1.9− 2.1	0.1	4
	fem.	2.0	1.9− 2.1	0.1	10
MDC	male	5.5	5.1− 5.9	0.3	4
	fem.	5.7	5.3− 6.1	0.2	11
IH	male	6.3	5.6− 6.9	0.6	4
	fem.	6.2	5.5− 7.2	0.5	9
IW	male	3.1	2.9− 3.3	0.2	4
	fem.	3.1	3.0− 3.3	0.1	11
		Osteological measurements			
GLF	male	27.0	—	—	1
	fem.	no data			
GLH	male	18.0	—	—	1
	fem.	no data			

Table 3: *Tatera nigricauda.*

	sex	mean	range	S. D.	n
Tatera nigricauda nigricauda					
External measurements					
HB	male	185.8	178 − 193	8.4	4
	fem.	164.0	130 − 164	14.0	6
TAIL	male	200.8	190 − 208	7.7	4
	fem.	187.2	170 − 204	11.3	6
HF	male	40.5	40 − 41	0.6	4
	fem.	37.3	34 − 39	2.0	6
E	male	22.3	20 − 24	2.1	3
	fem.	21.8	21 − 24	1.3	6
Cranial & dental measurements					
GTL	male	48.7	47.0 − 50.5	1.8	3
	fem.	45.3	43.1 − 47.9	1.7	6
CBL	male	44.5	42.9 − 45.8	1.5	3
	fem.	40.5	38.9 − 41.8	1.3	6
ZB	male	25.3	24.2 − 26.1	1.0	4
	fem.	22.6	21.9 − 23.2	0.6	5
BB	male	18.3	18.0 − 18.7	0.3	4
	fem.	18.0	17.6 − 18.2	0.2	6
IC	male	8.7	8.6 − 8.9	0.1	4
	fem.	8.1	7.4 − 8.7	0.5	6
RW	male	7.0	6.6 − 7.6	0.4	4
	fem.	6.5	6.2 − 6.7	0.2	6
RL	male	18.4	17.6 − 19.3	0.7	4
	fem.	17.3	16.6 − 18.4	0.7	6
TMW	male	9.2	8.9 − 9.5	0.3	3
	fem.	9.2	8.8 − 9.6	0.3	6
TB	male	14.5	13.6 − 15.1	0.7	4
	fem.	13.3	12.7 − 13.8	0.4	6
TBW	male	19.3	17.8 − 20.7	1.4	4
	fem.	19.1	16.8 − 20.6	1.3	6
OH	male	11.9	11.5 − 12.1	0.3	4
	fem.	10.7	10.4 − 10.9	0.2	4
ML	male	31.3	29.8 − 33.1	1.5	4
	fem.	27.8	26.5 − 29.1	1.0	5
MXC	male	7.0	6.7 − 7.3	0.3	3
	fem.	6.9	6.7 − 7.0	0.1	4
MXCW	male	2.5	2.4 − 2.5	0.1	3
	fem.	2.4	2.4 − 2.5	0.1	5
MDC	male	6.7	6.5 − 7.0	0.2	3
	fem.	6.5	6.2 − 6.8	0.3	6
IH	male	9.3	8.9 − 9.8	0.4	4
	fem.	8.0	7.5 − 8.5	0.3	6
IW	male	4.1	3.7 − 4.3	0.3	4
	fem.	3.9	3.6 − 4.3	0.3	6
Tatera nigricauda nyama					
External measurements					
HB	male	166.4	157 − 184	9.8	8
	fem.	153.5	146 − 164	5.7	11
TAIL	male	200.8	177 − 213	15.0	8
	fem.	192.5	177 − 203	9.6	11
HF	male	38.1	31 − 45	4.0	8
	fem.	37.0	35 − 39	1.5	11
E	male	22.3	22 − 23	0.4	8
	fem.	21.5	20 − 23	1.2	11

	sex	mean	range	S. D.	n
		Cranial & dental measurements			
GTL	male	46.0	44.4–48.1	1.1	8
	fem.	43.5	42.5–44.9	0.9	10
CBL	male	41.4	40.3–42.5	0.9	7
	fem.	39.1	37.8–40.5	0.9	11
ZB	male	23.7	22.0–24.2	0.9	6
	fem.	21.6	20.8–22.1	0.5	8
BB	male	17.4	16.6–18.0	0.5	7
	fem.	17.1	16.8–17.6	0.2	9
IC	male	8.8	8.2–10.1	0.6	8
	fem.	8.1	7.4–8.6	0.4	10
RW	male	6.7	6.3–7.1	0.2	8
	fem.	6.2	5.7–6.7	0.3	11
RL	male	18.1	17.4–18.8	0.5	8
	fem.	16.8	15.5–17.8	0.7	10
TMW	male	8.7	8.2–9.1	0.3	8
	fem.	8.5	7.9–8.9	0.4	11
TB	male	13.1	12.5–14.0	0.5	7
	fem.	12.8	12.3–13.2	0.4	11
TBW	male	19.3	18.9–19.7	0.3	6
	fem.	18.4	17.1–20.6	1.1	11
OH	male	10.7	9.8–12.1	0.5	7
	fem.	10.5	10.0–11.2	0.4	11
ML	male	28.9	27.7–30.3	1.2	8
	fem.	26.6	25.7–27.1	0.4	11
MXC	male	6.7	6.4–7.0	0.2	7
	fem.	6.8	6.5–7.1	0.2	10
MXCW	male	2.3	2.0–2.4	0.1	8
	fem.	2.4	2.2–2.5	0.1	10
MDC	male	6.3	5.9–6.9	0.4	7
	fem.	6.3	5.9–6.7	0.2	10
IH	male	8.4	7.6–9.1	0.4	8
	fem.	7.7	7.0–8.7	0.5	11
IW	male	4.0	3.7–4.4	0.2	8
	fem.	3.7	3.2–4.0	0.2	11
		Body weight (after Neal, 1982)			
TOT	male	132	80–195	—	—
	fem.	114	80–161	—	—
EVIC	male	115	70–170	—	—
	fem.	95	70–120	—	—

Table 4: *Tatera valida.*

	sex	mean	range	S. D.	n
		External measurements			
HB	male	167.2	135 −195	13.6	57
	fem.	160.0	133 −175	9.3	56
TAIL	male	157.2	115 −186	11.1	58
	fem.	158.9	138 −187	10.3	56
HF	male	34.0	30 − 39	1.7	58
	fem.	33.3	30 − 38	1.8	56
E	male	21.8	17 − 29	1.6	57
	fem.	21.4	19 − 24	1.3	54
		Cranial & dental measurements			
GTL	male	41.7	38.5− 44.7	1.2	65
	fem.	41.1	38.1− 43.6	1.3	59
CBL	male	38.7	35.3− 42.2	1.4	68
	fem.	38.1	35.4− 40.7	1.1	63
ZB	male	21.1	19.1− 22.2	0.7	47
	fem.	21.1	19.7− 22.5	0.6	45
BB	male	16.4	14.6− 17.5	0.5	73
	fem.	16.4	15.4− 18.3	0.5	65
IC	male	6.8	6.2− 7.6	0.3	74
	fem.	6.8	6.2− 7.5	0.3	68
RW	male	6.1	5.5− 6.9	0.3	74
	fem.	6.1	5.4− 6.8	0.3	70
RL	male	14.8	13.6− 16.1	0.6	70
	fem.	14.6	12.9− 15.7	0.6	65
TMW	male	9.0	8.2− 9.7	0.3	73
	fem.	9.0	8.1− 9.6	0.3	70
TB	male	12.9	11.5− 13.8	0.5	68
	fem.	12.7	12.0− 13.4	0.3	66
TBW	male	16.9	15.2− 19.0	1.0	62
	fem.	16.9	14.9− 18.7	1.0	55
OH	male	10.7	9.9− 11.4	0.4	64
	fem.	10.5	9.6− 11.2	0.4	57
ML	male	27.4	24.9− 29.2	0.9	62
	fem.	27.1	24.4− 28.7	1.0	60
MXC	male	7.1	6.1− 7.8	0.3	70
	fem.	7.2	6.4− 7.8	0.3	66
MXCW	male	2.5	2.2− 2.8	0.1	75
	fem.	2.5	1.8− 2.8	0.1	69
MDC	male	6.8	5.9− 7.4	0.3	74
	fem.	6.8	6.1− 7.6	0.3	69
IH	male	7.2	5.1− 8.6	0.5	69
	fem.	7.2	6.2− 8.1	0.4	63
IW	male	4.0	3.3− 4.7	0.3	69
	fem.	4.0	2.6− 4.6	0.3	64
		Osteological measurements			
GLF	male	no data			
	fem.	30.3	30.1− 30.7	0.3	3
GLH	male	no data			
	fem.	19.5	19.2− 20.0	0.4	3
		Body weight (after Neal, 1982)			
TOT	male	129	90 −160	—	—
	fem.	113	90 −130	—	—
EVIC	male	113	70 −140	—	—
	fem.	92	70 −105	—	—

Table 5: *Tatera boehmi.*

	sex	mean	range	S. D.	n
		External measurements			
HB	male	no data			
	fem.	162.3	139 —179	11.8	12
TAIL	male	no data			
	fem.	215.5	190 —234	12.8	12
HF	male	no data			
	fem.	40.8	38 — 47	2.6	11
E	male	no data			
	fem.	24.3	21 — 26	1.6	12
		Cranial & dental measurements			
GTL	male	44.0	43.9— 44.0	—	2
	fem.	43.5	42.0— 45.2	1.1	10
CBL	male	40.4	40.0— 40.7	—	2
	fem.	39.3	36.8— 40.7	1.4	13
ZB	male	23.5	23.0— 24.0	—	2
	fem.	23.3	22.0— 24.3	0.9	8
BB	male	18.0	17.9— 18.0	—	2
	fem.	17.7	16.9— 18.6	0.6	14
IC	male	7.3	7.2— 7.3	—	2
	fem.	7.1	6.4— 8.0	0.5	13
RW	male	6.8	6.7— 6.8	—	2
	fem.	6.4	5.8— 7.0	0.4	14
RL	male	16.9	16.8— 16.9	—	2
	fem.	16.8	15.4— 18.3	0.9	12
TMW	male	9.6	9.3— 9.9	—	2
	fem.	9.6	9.0— 10.3	0.4	14
GLIF	male	8.8	8.5— 9.1	—	2
	fem.	8.3	7.1— 8.9	0.5	14
PWIF	male	2.2	2.1— 2.3	—	2
	fem.	2.2	1.8— 2.5	0.2	14
TB	male	13.1	13.0— 13.1	—	2
	fem.	12.9	12.0— 14.5	0.6	14
TBW	male	17.8	16.2— 19.4	—	2
	fem.	18.8	15.9— 19.6	1.1	10
OH	male	11.0	10.6— 11.4	—	2
	fem.	11.0	10.0— 11.4	0.4	12
ML	male	29.5	29.5— 29.5	—	2
	fem.	29.8	27.8— 30.9	1.0	11
MXC	male	6.9	6.9— 6.9	—	2
	fem.	7.4	6.8— 7.8	0.3	15
MXCW	male	2.7	2.6— 2.8	—	2
	fem.	2.7	2.3— 3.0	0.2	15
MDC	male	7.2	6.7— 7.7	—	2
	fem.	7.1	6.6— 7.6	0.3	15
IH	male	8.0	7.4— 8.5	—	2
	fem.	8.0	7.2— 8.6	0.4	14
IW	male	4.5	4.3— 4.7	—	2
	fem.	4.5	4.0— 4.9	0.3	14

Table 6: *Tatera indica.*

	sex	mean	range	S. D.	n
		Tatera indica indica			
		External measurements			
HB	male	161.8	135 −189	13.3	39
	fem.	157.7	132 −198	14.3	28
TAIL	male	183.2	147 −207	13.6	38
	fem.	182.5	152 −201	12.1	28
HF	male	37.8	34 − 49	2.4	39
	fem.	37.1	34 − 40	1.7	29
E	male	23.9	22 − 31	1.9	39
	fem.	23.4	20 − 27	1.6	29
		Cranial & dental measurements			
GTL	male	43.3	39.2− 48.6	2.2	36
	fem.	42.9	39.4− 47.0	1.9	29
CBL	male	39.3	35.7− 43.1	1.9	38
	fem.	39.1	35.4− 44.3	2.1	30
ZB	male	22.6	20.5− 24.5	1.1	30
	fem.	22.7	21.1− 25.6	1.2	26
BB	male	17.2	16.2− 18.1	0.5	39
	fem.	17.1	16.1− 18.4	0.5	30
IC	male	7.1	6.0− 7.9	0.5	39
	fem.	7.1	6.5− 7.8	0.4	30
RW	male	5.8	5.2− 6.3	0.3	38
	fem.	5.8	5.3− 6.6	0.3	30
RL	male	16.7	14.6− 19.5	1.2	36
	fem.	16.5	14.4− 18.3	1.0	29
TMW	male	8.8	7.9− 9.6	0.4	37
	fem.	8.9	8.0− 9.8	0.5	30
TB	male	14.0	12.8− 15.6	0.6	37
	fem.	13.8	12.5− 15.4	0.7	30
TBW	male	19.1	15.9− 22.6	1.4	37
	fem.	19.2	16.3− 21.8	1.4	27
OH	male	10.9	10.1− 12.5	0.5	34
	fem.	11.0	10.0− 12.2	0.6	28
ML	male	26.9	23.2− 30.4	1.6	35
	fem.	26.9	24.6− 30.8	1.7	25
MXC	male	6.6	6.0− 7.3	0.4	38
	fem.	6.7	5.8− 7.6	0.5	30
MXCW	male	2.4	2.2− 2.6	0.1	39
	fem.	2.4	2.1− 2.6	0.1	30
MDC	male	6.2	5.5− 7.0	0.3	40
	fem.	6.3	5.6− 7.4	0.4	29
IH	male	7.7	6.7− 8.5	0.4	23
	fem.	7.9	6.9− 8.8	0.5	13
IW	male	3.4	2.8− 3.8	0.2	24
	fem.	3.5	2.9− 4.2	0.4	13
		Osteological measurements			
GLF	male	32.7	—	—	1
	fem.	no data			
GLH	male	20.8	—	—	1
	fem.	no data			
		Tatera indica taeniura			
		External measurements			
HB	male	186.0	155 −205	17.5	9
	fem.	177.7	160 −205	14.3	13
TAIL	male	185.8	167 −220	16.6	9
	fem.	183.5	167 −220	13.3	13

	sex	mean	range	S. D.	n
HF	male	43.6	38 – 50	3.6	9
	fem.	41.9	39 – 45	1.8	13
E	male	26.3	20 – 30	3.1	8
	fem.	26.6	19 – 28	2.5	13
Cranial & dental measurements					
GTL	male	48.3	44.4– 50.9	2.0	11
	fem.	46.3	44.1– 49.3	2.0	10
CBL	male	44.2	40.2– 46.7	2.0	11
	fem.	42.3	40.0– 44.8	1.8	11
ZB	male	25.7	22.5– 27.7	1.5	11
	fem.	24.4	21.6– 26.0	1.4	14
BB	male	18.3	17.2– 18.8	0.5	11
	fem.	18.1	17.6– 19.3	0.5	12
IC	male	7.6	7.1– 7.9	0.3	11
	fem.	7.6	6.8– 8.4	0.5	13
RW	male	6.4	5.9– 6.9	0.3	11
	fem.	6.2	5.7– 6.6	0.3	14
RL	male	18.9	16.6– 21.2	1.3	11
	fem.	18.1	16.4– 19.5	0.9	14
TMW	male	10.0	9.0– 11.0	0.6	11
	fem.	9.7	9.2– 10.4	0.3	14
TB	male	14.6	13.8– 15.7	0.5	11
	fem.	14.2	13.4– 15.1	0.6	11
TBW	male	20.0	18.7– 21.1	0.9	11
	fem.	19.5	16.8– 21.1	1.6	12
OH	male	12.3	11.5– 13.0	0.5	11
	fem.	11.7	10.8– 12.4	0.6	9
ML	male	30.9	28.0– 33.7	1.5	11
	fem.	29.5	27.6– 31.5	1.4	11
MXC	male	7.4	7.0– 8.1	0.3	10
	fem.	7.2	6.9– 7.7	0.2	14
MXCW	male	2.7	2.5– 2.8	0.1	10
	fem.	2.7	2.5– 3.0	0.1	14
MDC	male	7.2	6.5– 7.9	0.4	10
	fem.	7.0	6.6– 8.1	0.4	14
IH	male	8.8	7.7– 9.5	0.6	8
	fem.	8.8	7.9– 9.6	0.6	13
IW	male	3.7	2.8– 4.1	0.4	8
	fem.	3.9	3.5– 4.1	0.2	13
Osteological measurements					
GLF	male	40.5	38.9– 41.9	1.1	5
	fem.	37.0	36.9– 37.0	—	2
GLH	male	25.6	24.9– 26.4	0.6	5
	fem.	22.0	21.1– 22.8	—	2
Tatera indica cuvieri					
External measurements					
HB	male	174.0	116 –203	19.9	25
	fem.	166.0	140 –198	14.6	26
TAIL	male	201.2	151 –222	15.4	24
	fem.	202.3	170 –234	17.2	26
HF	male	43.4	40 – 47	1.7	25
	fem.	42.2	39 – 47	2.1	26
E	male	24.1	20 – 26	1.3	25
	fem.	24.3	20 – 26	1.4	27
Cranial & dental measurements					
GTL	male	45.7	42.5– 48.2	1.3	26
	fem.	44.9	41.6– 48.0	1.8	25

	sex	mean	range	S. D.	n
CBL	male	40.9	38.6— 42.4	1.2	27
	fem.	40.0	36.5— 43.8	1.7	27
ZB	male	23.3	21.6— 24.9	1.0	25
	fem.	23.3	21.3— 25.8	1.0	19
BB	male	17.8	16.9— 18.9	0.5	31
	fem.	17.6	16.7— 18.7	0.5	27
IC	male	7.6	6.8— 8.4	0.4	31
	fem.	7.3	6.6— 8.0	0.4	27
RW	male	6.1	5.6— 6.7	0.3	31
	fem.	6.1	5.6— 6.8	0.3	28
RL	male	17.7	16.2— 18.9	0.6	30
	fem.	17.5	15.9— 19.3	1.0	28
TMW	male	9.4	8.5— 10.3	0.4	31
	fem.	9.3	8.7— 10.0	0.4	28
TB	male	13.3	12.6— 14.4	0.4	28
	fem.	13.2	12.1— 14.2	0.6	25
TBW	male	18.9	16.3— 20.4	1.2	25
	fem.	18.8	14.8— 20.9	1.6	23
OH	male	11.7	10.8— 12.8	0.5	22
	fem.	11.7	10.8— 12.6	0.5	25
ML	male	28.1	26.1— 29.9	1.2	26
	fem.	27.3	25.4— 30.3	1.3	20
MXC	male	7.1	6.3— 7.8	0.3	31
	fem.	6.9	6.2— 7.5	0.3	28
MXCW	male	2.5	2.2— 2.7	0.1	31
	fem.	2.5	2.1— 2.8	0.2	28
MDC	male	6.5	5.9— 7.2	0.3	31
	fem.	6.4	5.6— 7.1	0.4	28
IH	male	7.9	7.1— 8.5	0.4	13
	fem.	7.7	7.0— 8.2	0.4	10
IW	male	3.6	3.1— 4.1	0.3	13
	fem.	3.6	3.1— 4.0	0.3	10

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 39 | H. 4 | S. 305—314 | Bonn, November 1988

Shrews (Mammalia: Soricidae) from a Bronze Age deposit in Cyprus, with the description of a new subspecies

Jelle W. F. Reumer & Urs Oberli

Abstract. Shrews are described from a Bronze Age deposit at Kouklia, Cyprus. The *Crocidura* of this sample is compared to an undated Holocene sample (from Cape Pyla) and to the living *Crocidura suaveolens cypria* Bate, 1903. The Kouklia and Cape Pyla material is here described as *C. s. praecypria* nov. subsp.; the main difference to the living *C. s. cypria* is the significantly smaller size of the fossil material. In addition, *Suncus etruscus* was found in the Kouklia sample.

Key words. Mammalia, Soricidae, Cyprus, archaeozoology, taxonomy, island evolution.

Introduction

Descriptions of small mammals from archaeological deposits in the Mediterranean islands are quite scarce. This is regrettable, since data obtained from archaeozoological studies may give important clues to the understanding of the recent zoogeography of the islands. Man, especially from prehistoric and classical times, played a crucial role in the extermination of the endemic (Pleistocene) island faunas and their replacement by the set of vertebrates that comprises the fauna of today. As the strata in archaeological deposits are usually well-dated, the faunas found associated can give information about possible dates of extinctions and introductions.

As far as shrews are concerned, material has so far been studied from archaeological deposits from Menorca (Reumer & Sanders, 1984; Sanders & Reumer, 1984) and from Crete (Payne, in press; Reumer & Payne, 1986). Studies of small mammal faunas with Soricidae from less well-dated Holocene sediments are known from Chios (Besenecker et al., 1972) and from Majorca (Reumer, 1980).

Many more small mammal faunas from islands are yet to be studied. One of the present authors (UO) has been able to obtain a small sample of Soricidae from the archaeological site of Kouklia in Cyprus. This enabled us to study the Cypriot shrew faunule from the time of deposition (13th—12th century B. C.), and to compare it with the recent fauna.

In addition, we had the opportunity to study a small sample of (sub?)fossil *Crocidura* from a karstic deposit in Cyprus.

It is quite insufficiently known whether, and if so, to what extent, shrews were present in Cyprus during the Pleistocene, as they were in, for example, Crete (Reumer, 1986). Some indications were published by Boekschoten & Sondaar (1972), who stated that "Some teeth of a soricid were found in the Kythraea basin deposits, which were not identifiable to the generic level" (o. c., p. 332). This observation was based on records from two Cypriot localities, Dikomo Mandra and Kythraea. Bate (1903) was noted to have found "mouse (two shrew skulls)" in Dikomo Mandra in 1902 (Boekschoten & Sondaar, 1972, p. 316), while the latter authors stated about Kythraea: "The residual contained some teeth of murids, insectivores (. . .)" (o. c., p. 321).

The material collected by Boekschoten and Sondaar is stored in Utrecht (Institute of Earth Sciences, Palaeontology Dept.). There are, however, no shrews in the material they collected from Kythraea. There are a few teeth from bats that might have been mistaken for shrew-material (one chiropteran lower molar is of about the same size as *Crocidura* and possesses a myotodont morphology, in which the hypolophid continues behind the entoconid, so that confusion with a soricid tooth seems likely).

Fortunately, we found a small sample in the Utrecht Cyprus collection with about a dozen teeth from a locality at Cape Pyla, most probably Ayii Saranta (Sondaar, pers. comm.). Boekschoten & Sondaar (1972) noted: "Farther to the east we visited (. . .) Ayii Saranta, where we collected hippopotamus teeth and rodent remains" (o. c., p. 324).

The description of the shrews from an archaeological level in Kouklia, and its comparison with the (sub)fossil material from Cape Pyla and with the recent *Crocidura suaveolens cypria* forms the subject of the present paper.

Material and methods

Kouklia: The small mammal remains studied originate from the contents of a nearly completely preserved storage vessel (a so-called pithos). The vessel was found in an impression cut into the rock, in the hall of the Temple of Aphrodite. The contents were dated to the Late Bronze Age, 13th—12th century B. C.; this date was confirmed by finds of sherds inside the vessel.

Our Kouklia material consists of several dozen mandibular and maxillar remains. The material was already cleaned when provided, but, when necessary, it has been treated with a weak solution of acetic acid (ca. 5 %) in order the remove adhering sediment. It was subsequently hardened with a plastic solution in acetone. The material is stored in the collection of Mr. Urs Oberli, with the exception of the holotype and a representative mandible (the paratype) of *Crocidura suaveolens praecypria* nov. subsp., which are in the collections of the Natuurmuseum Rotterdam, The Netherlands (NMR).

Cape Pyla: we also studied the above-mentioned small collection of shrew teeth from the fossiliferous deposits at Cape Pyla (probably Ayii Saranta). This material was collected in 1969 by Drs. P. Y. Sondaar and G. J. Boekschoten and it is stored in the collections of the Institute for Earth Sciences (IvAU) at Utrecht. See Boekschoten & Sondaar (1972) for locality details. Only detached teeth are available: 2 I, 1 A, 2 P4, 1 M1, 2 M2, 2 i, 2 m1, 1 m3, 13 elements altogether.

Recent material: for comparative purposes, we studied the skulls of 26 recent *Crocidura suaveolens cypria*, that are in the collections of the Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale (IZEA) at Lausanne. They originate from Prodhromos (nos. IZEA X61, X179, X187 through X 196, X198, X199 and 1665); from Laxia (nos. IZEA X175, X177, X203—205); and from Limassol (no. 1445).

Measurements of the material were made using a Leitz Ortholux microscope fitted with a movable stage and measuring clocks. The results of the measurements are presented in tables 1—4. The parameters measured are according to Reumer & Payne (1986), partly after Vesmanis (1976). The abbreviations used in the tables for the parameters are: ZW = zygomatic width; PE = length to the posterior emargination; LL = lingual length; BL = buccal length; L = length; W = width; AW = anterior width; PW = posterior width; TRW = trigonid width; TAW = talonid width; L+i = length of the mandible including the lower incisor; L—i = the same but excluding the incisor; LC = length of the mandible over the condyle, excluding the incisor; HC = coronoid height; HUS = height to the upper sigmoid notch; LLF = length of the lower condylar facet; CL = condylar length; CH = condylar height; CW = condylar width. Upper dental elements are indicated with capitals (I, A, P, M), lower elements with lower cast (i, a, p, m,).

The calculations for establishing the significance of differences between the samples are done using the Student's t-test after Simpson et al., 1960. Results are given in table 2.

The drawings of figures 1, 2 and 3 were made using a Wild M5 with a camera lucida attachment.

Description of the material

A. The material from Kouklia

Suncus etruscus Savi, 1822
(table 1)

A few remains (only mandibular fragments and lower dentition) of *Suncus etruscus* are found in the Kouklia sample. There is no morphological difference between our material and material from the archaeological deposits described from Crete, or recent samples (see Reumer & Payne, 1986 and table 1 of this paper). Considering the small size of the samples studied, the differences seen in the measurements cannot be considered as being significant.

Table 1: Measurements (in mm) of *Suncus etruscus* from Kouklia. In all tables prm = parameter, n = number of observations, min = smallest observation, max = largest observation, X = mean of the observations, sd = standard deviation. For an explanation of parameters see the text.

prm	n	min	X	max
TRW m1	1		0.63	
TAW m1	1		0.71	
L m1	1		1.05	
TRW m2	3	0.57	0.59	0.62
TAW m2	3	0.63	0.64	0.65
L m2	2	1.01	1.02	1.02
W m3	3	0.44	0.45	0.45
L m3	3	0.77	0.80	0.86
L i—m3	1		4.99	
L m1—m3	1		2.50	
LC	1		6.25	
HC	2	2.86	2.89	2.91
HUS	2	1.47	1.50	1.52
LLF	2	0.82	0.84	0.86
CH	2	0.85	0.87	0.88
CL	2	1.23	1.28	1.32
CW	2	0.50	0.52	0.54

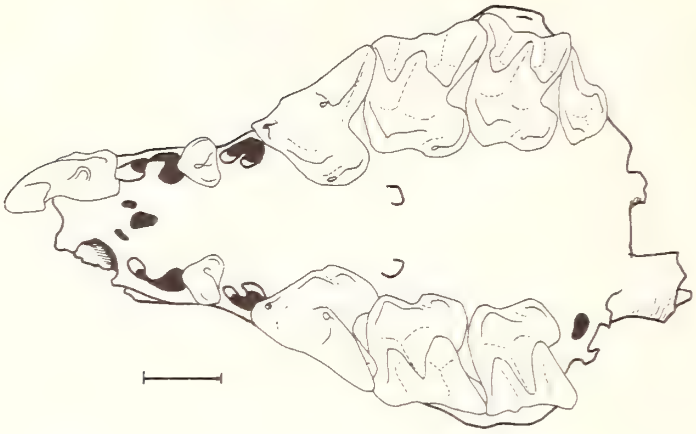


Fig. 1: Holotype of *Crocidura suaveolens praecypria* nov. subsp., a rostrum in ventral (occlusal) view, coll. NMR. Bar indicates 1 mm.

Crocidura suaveolens praecypria nov. subsp.
(figures 1, 2, 3, table 2)

Holotype: a rostrum bearing right A2, P4, M1, M2 and left I, A2, P4, M1, M2 and M3, coll. NMR; figure 1, in addition both its P4's are depicted in fig. 3 (e, f).
Paratype: a left ramus with complete dentition, coll. NMR; figure 2.
Locus typicus: Kouklia, Cyprus.
Stratum typicum: Holocene (Bronze Age).
Derivatio nominis: from *prae*, before, and *cypria*, the subspecies presently living, which itself got named after Cyprus.
Diagnosis: a relatively small *C. suaveolens*; A1 considerably larger than A2 and A3; P4 with the protocone situated away from the antero-lingual corner and separated from the hypocone by a wide valley; m3 with a basined talonid and often a rudimentary entoconid.
Differential diagnosis: *C. s. praecypria* can be distinguished from *C. s. cypria* by its significantly smaller size; from other subspecies of *C. suaveolens* by its possession of a basined talonid in m3, next to its confinement to Cyprus.
Description in addition to diagnosis: We do, unfortunately, not have a complete series of upper antemolars (AA sup.). The available material only allows to conclude that A1 has been considerably larger than A2 and A3; these latter two elements do not appear to have differed much in size.

The morphology of P4 (fig. 3a—g) is somewhat variable. In general though, the protocone is placed well away from the antero-lingual corner of the tooth. There is a clearly developed separating groove or valley between the protocone and the hypoconal ridge. A distinct hypocone cannot be observed on this ridge; the hypoconal flange is relatively small. The parastyle is small and pointed; a parastylar crest can be seen but it is low and insignificant.

The third lower molar (fig. 3h) is noteworthy in that it does not normally have the unicuspid talonid that is so characteristic for *Crocidura*. Instead, a more or less clearly discernable talonid basin is present in most specimens. In a few specimens even a rudimentary entoconid can be observed.

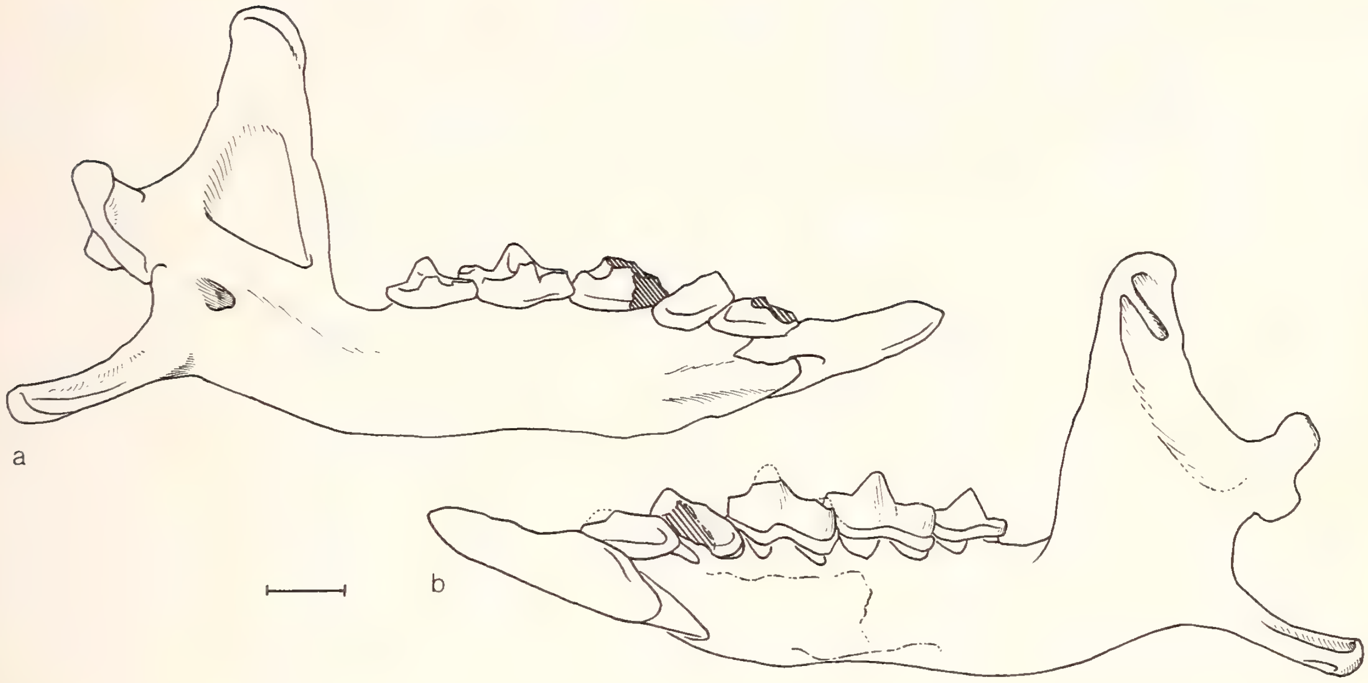


Fig. 2: Paratype of *Crocidura suaveolens praecypria* nov. subsp., a left ramus in medial (lingual) view (a) and lateral (buccal) view (b), coll. NMR. Bar indicates 1 mm.

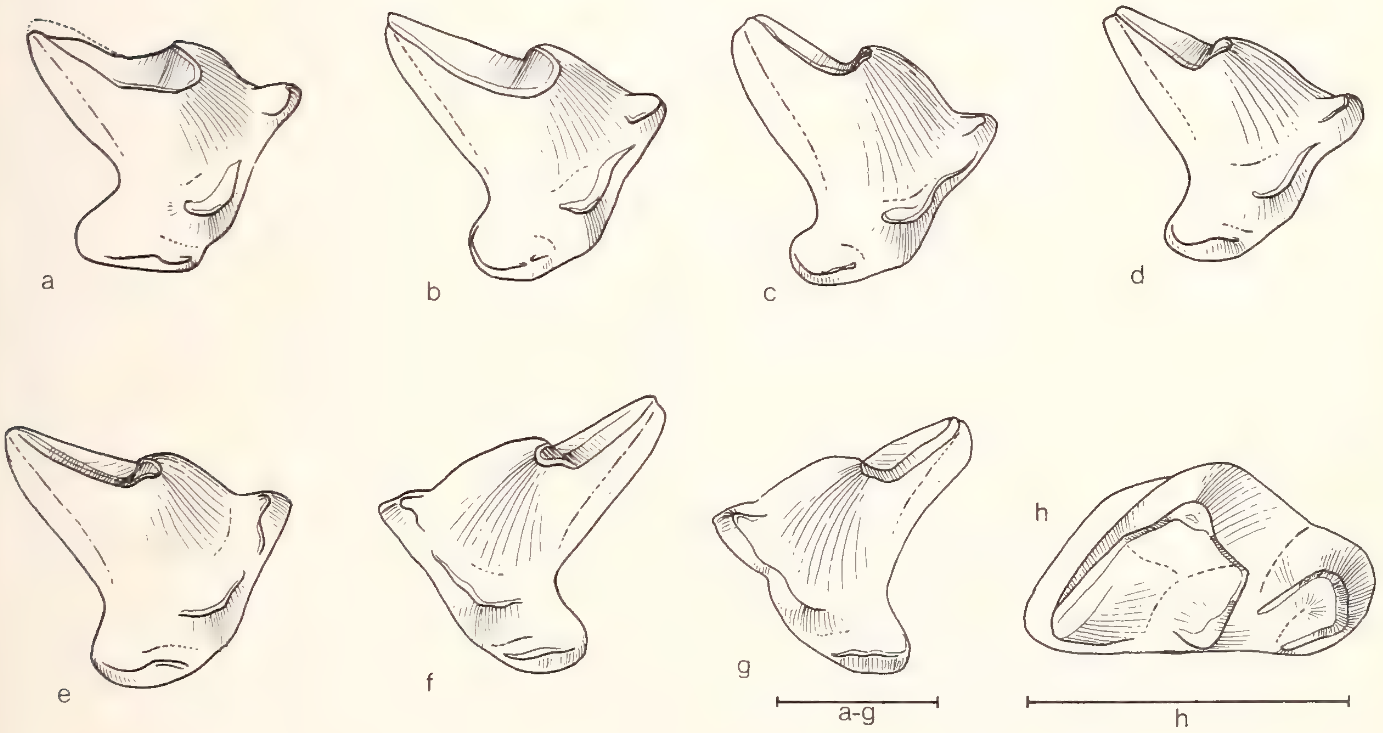


Fig. 3: *Crocidura suaveolens praecypria* nov. subsp.
a–g: P4's from Kouklia, showing the buccally situated protocone and the low and separated hypoconal ridge. Specimens e and f belong to the holotype.
h: an m3, also from Kouklia, showing the basined talonid. Bars indicate 1 mm for the indicated specimens.

Table 2: Measurements (in mm) of *Crocidura suaveolens praecypria* from Kouklia. Abbreviations see Table 1. In the column "sig" (= significance) is indicated whether the present data differ significantly from the data of recent *C. s. cypria*, as given in Table 4. — = no difference; + = difference at the $p < 0.05$ level; + + = at the $p < 0.001$ level.

prm	n	min	X	max	sd	sig
ZW skull	1		5.25			
PE P4	8	0.78	0.89	1.01	0.071	—
LL P4	8	0.86	0.95	1.06	0.075	—
BL P4	8	1.64	1.71	1.76	0.039	+ +
W P4	8	1.26	1.38	1.47	0.068	+ +
PE M1	10	0.93	0.98	1.02	0.030	+ +
LL M1	9	1.22	1.26	1.32	0.036	+ +
BL M1	9	1.21	1.38	1.48	0.076	+ +
AW M1	8	1.45	1.51	1.58	0.050	+ +
PW M1	7	1.78	1.84	1.93	0.046	+
PE M2	7	0.91	0.94	0.97	0.021	+ +
LL M2	6	1.09	1.18	1.27	0.073	+
BL M2	5	1.15	1.18	1.21	0.023	+ +
AW M2	5	1.58	1.68	1.80	0.081	+
PW M2	4	1.44	1.51	1.57	0.060	+
L M3	1		0.61			
W M3	1		1.12			
TRW m1	24	0.81	0.89	0.96	0.038	+ +
TAW m1	24	0.89	1.00	1.07	0.046	+
L m1	21	1.38	1.45	1.53	0.039	+ +
TRW m2	22	0.79	0.85	0.90	0.031	+ +
TAW m2	22	0.84	0.89	0.95	0.033	+ +
L m2	22	1.30	1.39	1.47	0.048	+ +
W m3	17	0.56	0.60	0.65	0.024	+ +
L m3	18	1.02	1.08	1.15	0.037	+ +
L i—m3	3	7.06	7.11	7.21		
L m1—m3	12	3.42	3.61	3.83	0.125	+ +
LC	3	9.10	9.26	9.40		
HC	9	4.07	4.32	4.63	0.172	—
HUS	11	2.11	2.23	2.43	0.094	+ +
LLF	9	1.14	1.23	1.32	0.060	+ +
CH	9	1.12	1.31	1.50	0.123	+
CL	10	1.73	1.88	2.06	0.103	+ +
CW	9	0.79	0.86	1.01	0.072	+ +

B. The material from Cape Pyla

Crocidura suaveolens praecypria nov. subsp.
(table 3)

The material from the fossiliferous deposits at Cape Pyla is here also identified as belonging to *C. s. praecypria.*

Table 3: Measurements (in mm) of *Crocidura suaveolens praecypria* from Cape Pyla. For abbreviations see Table 1.

prm	n	min	X	max
PE P4	2	0.89	0.93	0.96
LL P4	2	0.99	1.01	1.02
BL P4	2	1.75	1.75	1.75
W P4	2	1.38	1.41	1.44
PE M1	1		0.96	
BL M1	1		1.35	
PE M2	2	0.88	0.90	0.91
LL M2	2	1.12	1.15	1.17
BL M2	2	1.14	1.15	1.16
AW M2	2	1.61	1.64	1.67
PW M2	2	1.41	1.42	1.43
TRW m1	2	0.80	0.81	0.82
TAW m1	2	0.86	0.87	0.87
L m1	2	1.44	1.45	1.46
W m3	1		0.57	
L m3	1		1.05	

The protocone of P4 is placed far away from the antero-lingual corner of the tooth; it is separated from the hypoconal ridge by a wide valley. A distinct hypocone is not discernable. The parastyle of P4 is small; there is hardly a parastylar crest.

There is only one m3 in the sample. It shows the presence of a talonid basin. A chip is broken off at the place where the entoconid could sit; it can thus not be checked whether the tooth had a (rudimentary) entoconid, as is often the case in the material from Kouklia and the recent specimens (see below), or not.

In general, as far as can be judged with so little material, there appears to be a striking resemblance of the Cape Pyla material with that from Kouklia; the measurements (table 3, fig. 4) do not suggest otherwise, hence the identification as *C. s. praecypria.*

Discussion

Table 4 gives the measurements of recent *C. s. cypria.* In table 2 we have indicated the parameters that show a significant difference between Kouklia and the recent material. As can be seen, for most parameters both samples differ significantly at a probability level of $p < 0.001$; some others differ still at $p < 0.05$. In figure 4 we have scattered the relation between length and trigonid width of the m1 from both samples as well as from Cape Pyla. The difference between the subfossil samples and the recent one is easily observed.

The recent *Crocidura cypria*, which was described by Bate in 1903 as a subspecies of *C. russula*, has been shown to belong to the species *C. suaveolens*, albeit as a subspecies only distantly related to the subspecies on the mainland (Catzeflis, 1983;

Catzeflis et al., 1985; Vogel et al., 1986). With this conclusion in mind, the material from Kouklia and Cape Pyla, showing considerable morphometric distinction from the extant *cypria*, cannot be described but as a subspecies of *suaveolens*. As we feel that *cypria* has derived directly from the subfossil shrew (the close relationship being shown by the unique feature of the talonid basin in m3), we have proposed the name *C. suaveolens praecypria*. Although we realize that living populations of *C. suaveolens* may even have smaller dimensions than *C. s. praecypria*, we feel that the m3 justifies the description of a new taxon.

Table 4: Measurements (in mm) of recent *Crocidura suaveolens cypria* from Cyprus. For abbreviations see Table 1.

prm	n	min	X	max	sd
ZW skull	26	5.62	5.89	6.28	0.184
PE P4	52	0.70	0.85	0.99	0.059
LL P4	52	0.76	0.93	1.10	0.061
BL P4	52	1.69	1.84	2.00	0.070
W P4	52	1.33	1.49	1.70	0.076
PE M1	52	0.98	1.12	1.28	0.057
LL M1	52	1.28	1.43	1.60	0.067
BL M1	52	1.38	1.50	1.61	0.055
AW M1	52	1.46	1.62	1.80	0.080
PW M1	52	1.74	1.95	2.13	0.094
PE M2	52	0.91	1.01	1.12	0.044
LL M2	52	1.13	1.24	1.34	0.058
BL M2	52	1.20	1.29	1.41	0.052
AW M2	52	1.61	1.80	1.96	0.074
PW M2	52	1.46	1.60	1.75	0.088
L M3	52	0.59	0.68	0.79	0.043
W M3	52	1.12	1.30	1.43	0.071
TRW m1	52	0.86	0.94	1.05	0.043
TAW m1	52	0.95	1.04	1.15	0.048
L m1	52	1.43	1.61	1.77	0.079
TRW m2	52	0.82	0.89	0.97	0.031
TAW m2	52	0.83	0.93	1.00	0.038
L m2	52	1.40	1.51	1.67	0.056
W m3	52	0.60	0.67	0.75	0.034
L m3	52	1.09	1.17	1.27	0.046
L i—m3	52	6.99	7.60	8.09	0.248
L m1—m3	52	3.64	3.89	4.21	0.117
L +i	52	11.36	12.21	13.19	0.420
L —i	52	9.45	10.15	10.94	0.344
LC	52	9.22	9.82	10.47	0.294
HC	52	4.18	4.55	4.90	0.181
HUS	52	2.14	2.36	2.53	0.101
LLF	52	1.16	1.37	1.54	0.082
CH	52	1.19	1.40	1.62	0.094
CL	52	1.76	2.06	2.33	0.091
CW	52	0.83	0.97	1.16	0.075

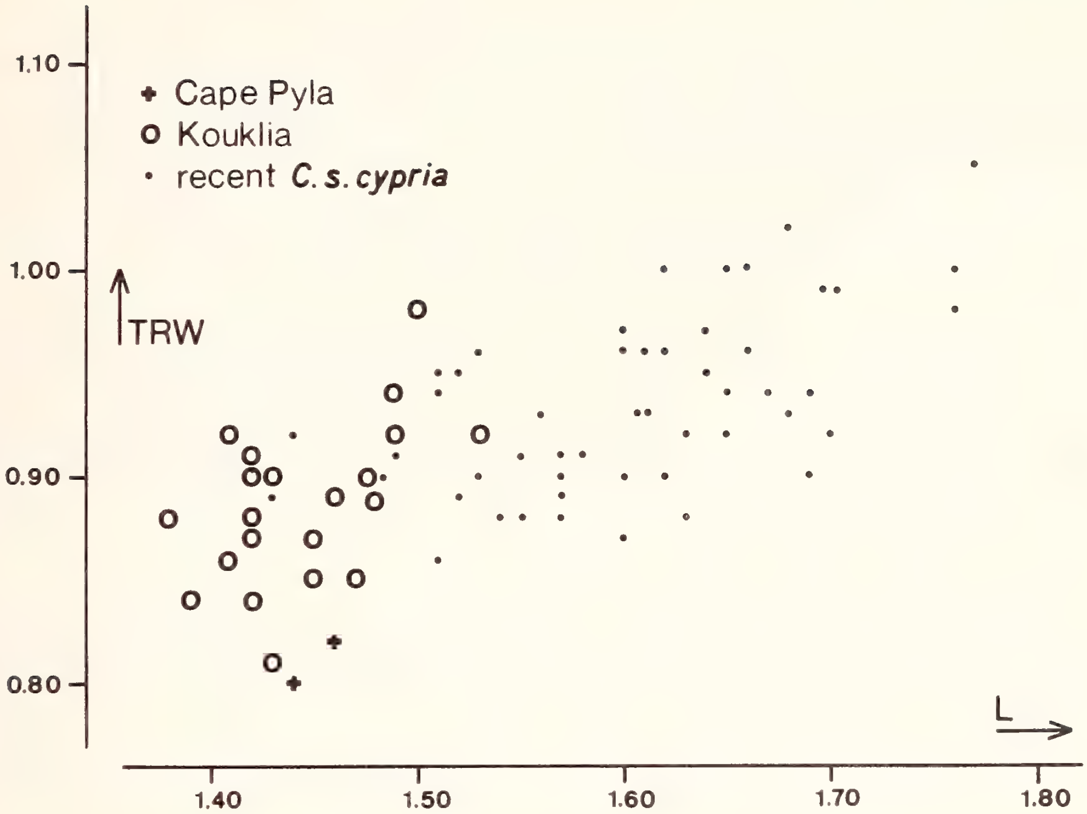


Fig. 4: Scatter diagram of the relation between trigonid width (TRW) and length (L) of the m1 in *Crocidura suaveolens praecypria* and in recent *C. s. cypria*. Units are in mm.

The presence of living Soricidae in Mediterranean islands can be explained in two ways, (a) the species have been present during at least most of the Pleistocene and since, or (b) the species were originally absent, but got introduced by man. Model (a) has been shown to have occurred in Crete (Reumer, 1986), model (b) holds true for most other islands, such as Ibiza, Menorca, Corsica, Sardinia. In case (a) we would expect the animals to be quite unrelated to the living mainland taxa; this is indeed the case in Crete, where *C. zimmermanni* has no close relationship to either *C. russula*, *C. suaveolens* or *C. leucodon* (three species that settled in Europe in the late middle or late Pleistocene). The fact that the living *C. s. cypria* belongs to a species that abounds in the mainland, suggests that the animals might have been introduced by man. The presence of *C. s. praecypria* in an archaeological context does not falsify this hypothesis. This would also imply that the age of the Cape Pyla fossils postdates the human conquest of Cyprus. Vogel et al. (1986) noted a relatively large biochemical distance between *C. s. cypria* and *C. suaveolens* from the Turkish mainland. On the other hand, *C. suaveolens caneae* from Crete shows no appreciable distance from the Turkish *C. suaveolens* (*C. s. caneae* became introduced before 1500 BC). This could either mean that the (as yet undated) introduction of *C. suaveolens* onto Cyprus took place long before the introduction onto Crete, or that the origin of *praecypria/cypria* does not lie in Turkey but elsewhere in the eastern Mediterranean region.

The observed increase in size in the lineage *praecypria* — *cypria* corroborates the general trend in insular small mammals; the time-span involved (c. 3000 yrs) shows the rapidity at which such development can take place.

Acknowledgements

Prof. P. Vogel provided the recent comparative material; Dr. P. Y. Sondaar allowed us to include the Cape Pyla sample in the present study. Prof. Vogel and Dr. J. de Vos critically read the manuscript and gave helpful comments. Most of the work was done in the framework of the first author's voluntary affiliation to the Institute for Earth Sciences at Utrecht University.

Zusammenfassung

Es werden die Spitzmäuse aus einer bronzezeitlichen Fundstelle bei Kouklia, Zypern, beschrieben. Die *Crocidura* werden mit holozänem Material von Cape Pyla und mit rezenten *Crocidura suaveolens cypria* Bate, 1903 verglichen. Das Material aus Kouklia und Cape Pyla wird hier als eine neue Unterart, *C. s. praecypria* nov. subsp., dargestellt; der wichtigste Unterschied zu der rezenten *C. s. cypria* ist die wesentlich kleinere Größe der fossilen Unterart. Außerdem wurde *Suncus etruscus* in Kouklia gefunden.

Literature

Bate, D. M. A. (1903): The mammals of Cyprus. — Proc. zool. Soc. London 2: 341—348.

Besenecker, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1972): Eine Holozäne Kleinsäuger-Fauna der Insel Chios, Ägäis (Mammalia: Insectivora, Rodentia). — Senckenb. biol. 53 (3—4): 145—177.

Boekschoten, G. J. & P. Y. Sondaar (1972): On the fossil Mammalia of Cyprus. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. B 75 (4): 306—338.

Catzeflis, F. (1983): Analyse cytologique et biochimique des Crocidures de l'ile de Chypre (Mammalia, Insectivora). — Rev. suisse Zool. 90 (2): 407—415.

—, T. Maddalena, S. Hellwing & P. Vogel (1985): Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). — Z. Säugetierk. 50: 185—201.

Payne, S. in press. The small mammals from Kommos. — Univ. Toronto press.

Reumer, J. W. F. (1980): Micromammals from the Holocene of Canet Cave (Majorca) and their biostratigraphical implication. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. B 83 (1): 355—360.

— (1986): Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. I. The Pleistocene species *Crocidura zimmermanni.* — Bonn. zool. Beitr. 37 (3): 161—171.

— & S. Payne (1986): Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. II. The shrew remains from Minoan and Classical Kommos. — Bonn. zool. Beitr. 37 (3): 173—182.

— & E. A. C. Sanders (1984): Changes in the vertebrate fauna of Menorca in prehistoric and classical times. — Z. Säugetierk. 49 (6): 321—325.

Sanders, E. A. C. & J. W. F. Reumer (1984): The influence of prehistoric and Roman migrations on the vertebrate fauna of Menorca (Spain). — British Archaeol. Rep., Intern. Series 229: 119—144.

Simpson, G. G., A. Roe & R. C. Lewontin (1960): Quantitative Zoology. — Harcourt, Brace & World, New York, vii + 440 pp.

Vesmanis, I. E. (1976): Vorschläge zur einheitlichen morphometrischen Erfassung der Gattung *Crocidura*, Insectivora, Soricidae, als Ausgangsbasis für biogeographische Fragestellungen. — Abh. Arbeitsgem. Tier- und Pfl.-geogr. Heimatf. Saarland 6: 71—78.

Vogel, P., T. Maddalena, & F. Catzeflis, (1986): A contribution to the taxonomy and ecology of shrews (*Crocidura zimmermanni* and *C. suaveolens*) from Crete and Turkey. — Acta theriol. 31 (39): 537—545.

Jelle W. F. Reumer, Natuurmuseum Rotterdam, P. O. Box 23452, NL -3001 KL Rotterdam, The Netherlands; Urs Oberli, Waldgutstraße 21, CH-9010 St. Gallen, Switzerland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 315—345	Bonn, November 1988

The systematics and zoogeography of Oriental¹) and Australasian hornbills (Aves: Bucerotidae)

Alan C. Kemp

Abstract. A review of species limits and a cladistic analysis of relationships between species has been conducted on the avian family Bucerotidae. This paper covers the 30 species and 10 subspecies recognized for the Oriental region, as well as the single Australasian species. The species are grouped in the genera *Ocyceros* (3), *Anthracoceros* (5), *Buceros* (4), *Anorrhinus* (3), *Penelopides* (5) and *Aceros* (11). A zoogeographical analysis is presented and compared with the radiation of hornbills in the Afrotropical region. It is suggested that the complex topography and tectonics of the Oriental region, as well as the dispersal abilities of some clades, has facilitated speciation, much of it since the mid-Tertiary.

Key words. Bucerotidae, systematics, zoogeography, Oriental, Australasian.

Introduction

The avian family Bucerotidae has an Afrotropical and Oriental-Australasian distribution. A phylogenetic analysis of the family has been conducted and the systematics, taxonomy and zoogeography of the 23 species in the Afrotropical region has been reviewed (Kemp & Crowe 1985). The theoretical bases and methodology by which species limits were decided and the cladistic analysis performed are presented in that review. This paper reviews the systematics, taxonomy and zoogeography of the 30 species of hornbill recognized for the Oriental region and the one species for the Australasian region. Comparisons are drawn between the systematics and zoogeography of the Afrotropical and Oriental-Australasian clades of the family.

Cladistic analysis

The cladogram derived for the Bucerotidae (Kemp & Crowe 1985) is shown in Figure 1. Cladograms of the Oriental genera *Ocyceros*, *Anthracoceros*, *Buceros*, *Annorhinus*, *Penelopides* and *Aceros* are shown in Figures 2 and 3. The distribution of the derived character states used to construct these cladograms has been tabled previously (Kemp & Crowe 1985). The few newly documented distributions of character states for Oriental species are presented in Table 1. An appendix offers a partial description and classification of the taxa recognized in this study. The derived characters used to determine each dichotomy of the cladogram are listed against each taxon in the appendix, so presenting a hierarchical sequence of characters that will distinguish each taxon.

---

¹) After the printing of this paper, Clark et al. (Ibis 130: 447; 1988) proposed to use the term 'Indomalayan Region' instead of 'Oriental Region'.

Table 1: Distribution of derived character states for Oriental hornbills additional to those presented in Kemp & Crowe (1985, Table 1), including for additional subspecies recognized subsequently. Derived characters are numbered and described in Kemp & Crowe 1985, X indicating the presence of a derived character with a, b, c, d or e indicating different states of derived characters where applicable. Character states marked * are only present in juveniles. Two character states, marked +, have been re-examined and judged to be primitive.

Species and subspecies	Distribution of derived character																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Buceros vigil																				X
Buceros bicornis																				X
Buceros r. rhinoceros	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X						X	X		
Buceros r. borneoensis	X	X	X																	
Buceros r. sylvestris	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X						X	X		
Buceros hydrocorax semigaleatus	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X						X		d*	b
Anorrhinus tickelli																				
Anorrhinus austeni																				
Anorrhinus galeritus																				
Aceros undulatus																		X		

Species and subspecies	Distribution of derived character																			
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Buceros vigil																				
Buceros bicornis																			ac	
Buceros r. rhinoceros					b		a	a									X		ac	
Buceros r. borneoensis					b		a	a									X		ac	
Buceros r. sylvestris					b		a	a									X		ac	
Buceros hydrocorax semigaleatus					b		a*								X		X	X*		X
Anorrhinus tickelli																+				
Anorrhinus austeni																+				
Anorrhinus galeritus																X				
Aceros undulatus																				

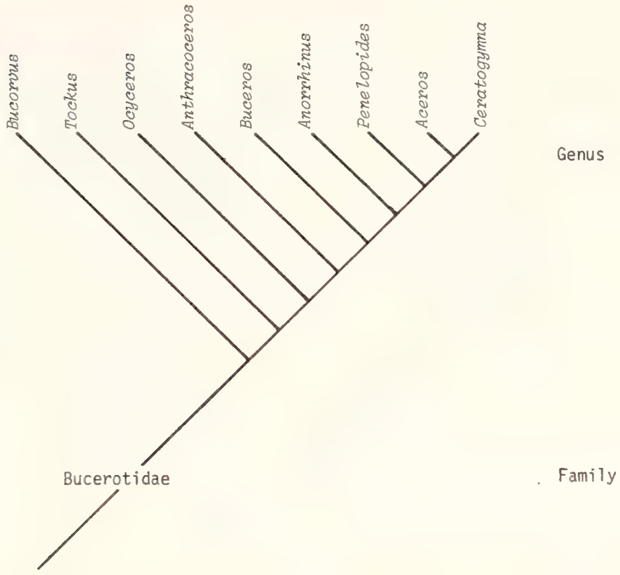

Bucorvus
Tockus
Ocyceros
Anthracoceros
Buceros
Anorrhinus
Penelopides
Aceros
Ceratogymna
Genus
Bucerotidae
Family

Fig. 1: Cladogram of the family Bucerotidae, showing the genera recognized in this study.

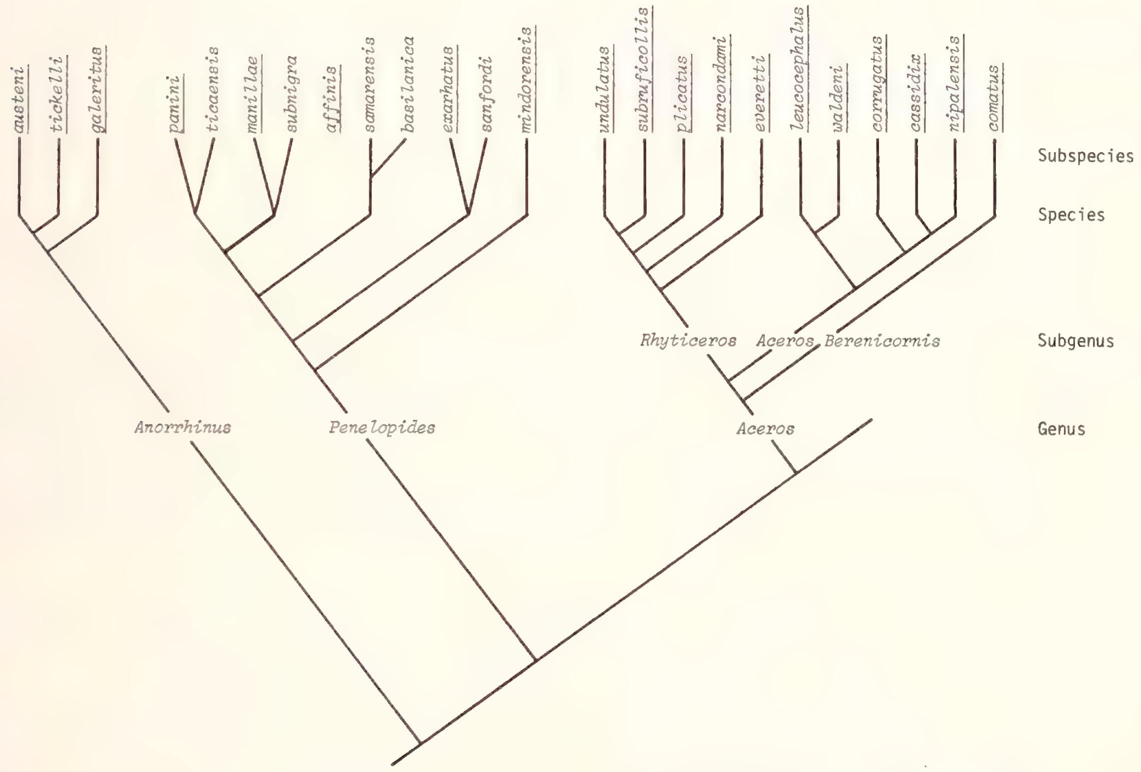

austeni
tickelli
galeritus
panini
ticaensis
manillae
subnigra
affinis
samarensis
basilanica
exarhatus
sanfordi
mindorensis
undulatus
subruficollis
plicatus
narcondami
everetti
leucocephalus
waldeni
corrugatus
cassidix
nipalensis
comatus
Subspecies
Species
Rhyticeros
Aceros
Berenicornis
Subgenus
Anorrhinus
Penelopides
Aceros
Genus

Fig. 2: Cladograms of the genera *Ocyceros*, *Anthracoceros* and *Buceros*, showing the species (underlined), and subspecies recognized in this study.

Zoogeography of Oriental and Australasian hornbills

The geographical distribution and basic ecological requirements of Oriental-Australasian hornbills are well documented (Sanft 1960, Ali & Ripley 1970, Medway & Wells 1973, Kemp 1979). It might be noted that the historical distributions of taxa are used in this review, bearing as they do on the evolutionary history of the taxa, even though it is realised that the ranges of many taxa have been contracted recently through removal of forests. The distributions reveal a number of common patterns, common

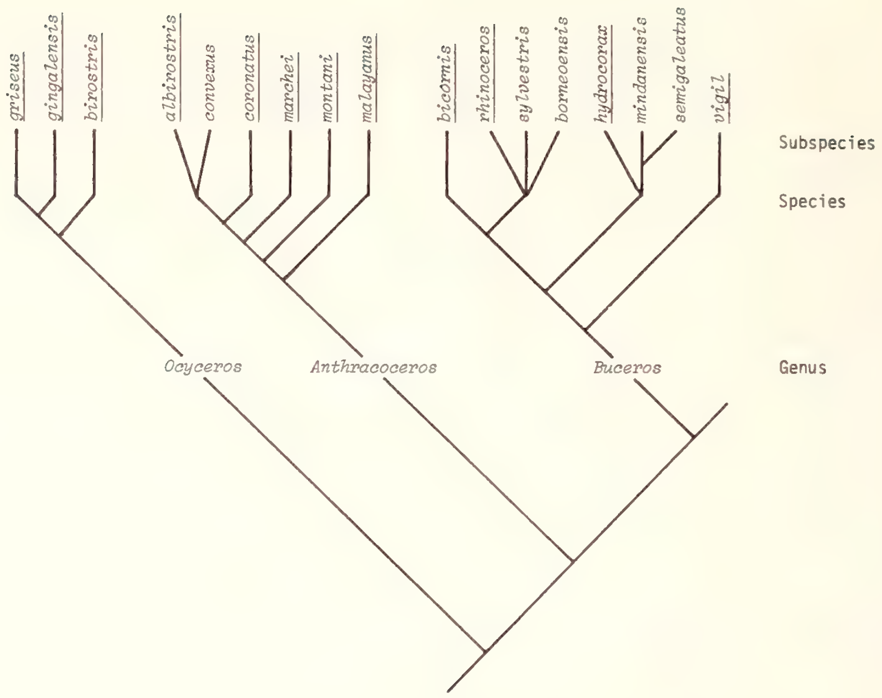

griseus
gingalensis
birostris
albirostris
convexus
coronatus
marchei
montani
malayanus
bicornis
rhinoceros
sylvestris
borneoensis
hydrocorax
mindanensis
semigaleatus
vigil
Subspecies
Species
Genus
Ocyceros
Anthracoceros
Buceros

Fig. 3: Cladograms of the genera *Anorrhinus*, *Penelopides* and *Aceros*, showing the species (underlined), subspecies and subgenera recognized in this study. (Read *manilloe* instead of *manillae*).

boundaries and geographically isolated populations. The common features suggest the primary ecological determinants of hornbill ranges and indicate how and where populations might have become isolated in the past.

It is possible to allocate each species and subspecies to a zoogeographical area (Fig. 4, Table 2). By comparing the ranges of taxa with their position on the cladograms (Figs. 2 and 3), it is possible to suggest the interfaces between zoogeographical divisions at which taxa became isolated from one another. This does not imply necessarily the exact geographical position at which this isolation occurred.

Hornbills have broad ecological requirements, being widespread in forests in the Oriental-Australasian regions with only one species inhabiting savanna. Only major climatic events are likely, therefore, to have fragmented their habitats and so produce the isolated populations in which divergence could proceed. A succession of warm and cold episodes have been documented for the past 20 Myr (Brain 1981, 1983) and could produce such fragmentation. Sea levels appear to have ranged between about —70 and +6 m of present levels since the Cainozoic (Aharon et al. 1980, Brain 1983, Haile 1971, Miller & Fairbanks 1985). These variations in sea level can be compared to present submarine topography, with the caution that the Oriental area has experienced complex subduction, rifting, faulting and island arc collision during the Tertiary (Hamilton 1979, Lee & McCabe 1986).

It is assumed here that cool, dry periods would be associated with a fall in sea level, interconnection of land masses but fragmentation of forest: warm, wet periods would coincide with a rise in sea level, division of land masses and expansion of forest. It is possible to analyse further the zoogeography of Oriental-Australasian hornbills using these assumptions.

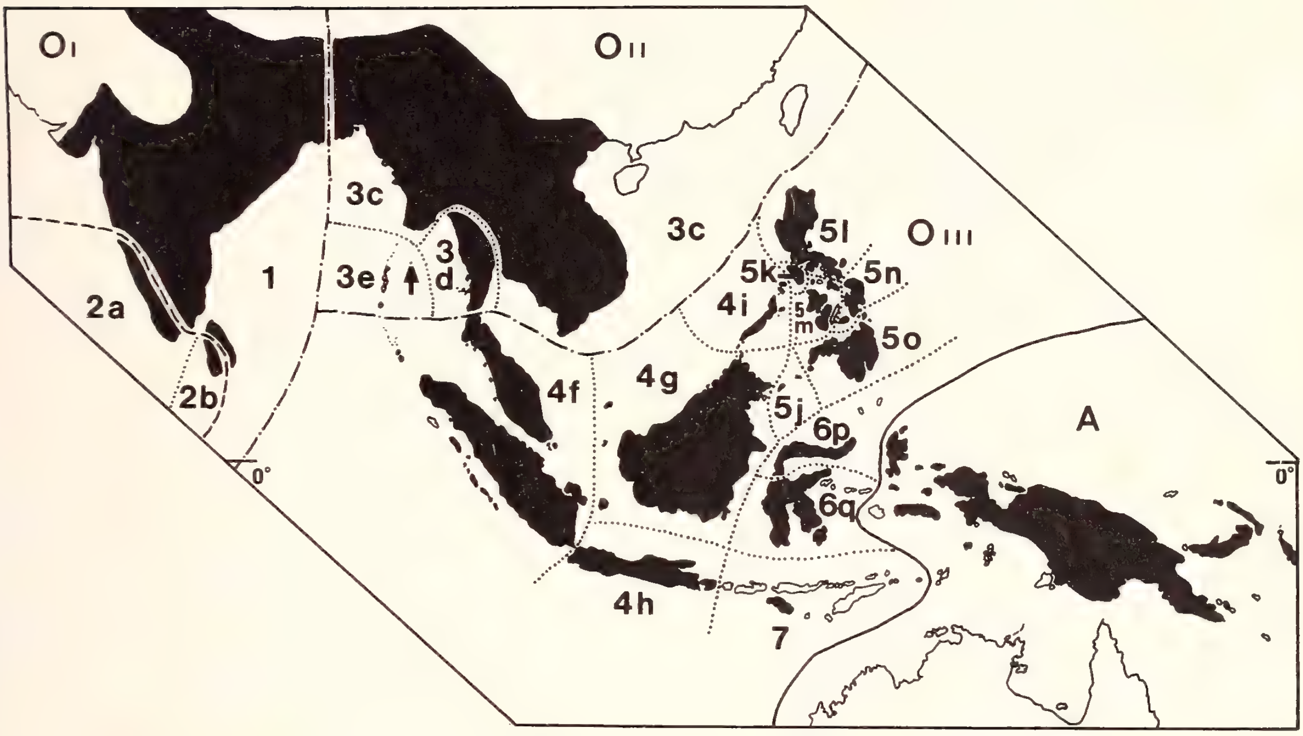


Fig. 4: Zoogeographical divisions of the Oriental and Australasian Regions based on hornbill distributions for comparison with Table 2 and divisions of the Afrotropical Region (Kemp & Crowe 1985). Areas occupied by hornbills are coloured black, Narcondam Island is arrowed but the extension of one species east of New Guinea onto the Solomon Islands is not shown. Regions: O — Oriental, A — Australasian. Subregions: I — Indian, II — Indo-Chinese, III — Indo-Malayan or Malayan. Provinces: (1) — Peninsular, (2) — South-western, (3) — Continental, (4) — Sundaic, (5) — Philippine, (6) — Sulawezian, (7) — Lesser Sundaic. Districts: (a) — Indian, (b) — Sri Lankan, (c) — Burmese-Thai, (d) — Tenasserimian, (e) — Andamanese, (f) — Malay-Sumatran, (g) — Bornean, (h) — Javan, (i) — Palawanese, (j) — Suluan, (k) — Mindoroan, (l) — Luzonian, (m) — Panay-Negrosian, (n) — Samarian, (o) — Mindanaoean, (p) — Minahasian, (q) — Makassarian. The lines separating the Oriental from Australasian Regions, the Sundaic/Philippine from Sulawezian/Lesser Sundaic Provinces and the Sundaic from Philippine Provinces correspond to Weber's, Wallace's and Huxley's Modification of Wallace's Line respectively (Flenley 1979).

First, the cladogram can be superimposed on a succession of warm and cool periods, with branching points placed in conditions under which populations were thought to have been isolated based on their ecological requirements and geographical distribution (Fig. 5). Second, the zoogeographical divisions between or within which isolation is thought to have occurred can be added at each branching point (from Table 2). Third, the cladogram can be altered to accomodate knowledge of distributions. This permits more than just bifurcations to occur, where several populations could have become isolated simultaneously and given rise to more than one daughter species. Finally, isolation at the same zoogeographical divisions can be made synchronous, where the branching pattern allows. This produces an evolutionary tree (Fig. 6) showing the minimum sequence of isolation events necessary to produce the pattern of branching suggested by the hornbill cladogram and the distributions of extant species. This sequence, together with possible locations at which habitat fragmentation occurred, is shown in Table 3.

Table 2: Distribution of Oriental hornbill taxa within the zoogeographical divisions shown in Figure 4.

Taxon	Zoogeographical divisions																		
Region	Oriental																		Australasian
Subregion		I			II							III							
Province	1	2			3			4				5				6			7
District		a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	
Ocyceros birostris	X																		
O. gingalensis			X																
O. griseus		X																	
Anthracoceros malayanus							X	X	X										
A. montani											X								
A. marchei										X									
A. coronatus	X	X	X																
A. albirostris				X	X														
A. a. convexus							X	X	X										
Buceros vigil							X	X											
B. h. hydrocorax													X						
B. h. mindanensis																X			
B. h. semigaleatus															X				
B. r. rhinoceros							X												
B. r. borneoensis								X											
B. r. silvestris									X										
B. bicornis		X		X	X		X												
Anorrhinus galeritus							X	X											
A. tickelli					X														
A. austeni				X															

Penelopides mindorensis									X										
P. e. exarhatus														X					
P. e. sanfordi															X				
P. a. affinis													X						
P. a. samarensis												X							
P. a. basilanica													X						
P. m. manilloe										X									
P. m. subnigra										X									
P. p. panini											X								
P. p. ticaensis											X								
Aceros comatus				X	X														
A. nipalensis	X																		
A. cassidix														X	X				
A. corrugatus				X	X														
A. waldeni											X								
A. leucocephalus													X						
A. everetti																X			
A. narcondami			X																
A. plicatus																			X
A. subruficollis	X	X		?															
A. undulatus	X	X		X	X	X													

Table 3: Sequence in which habitats and/or geographical areas of the Oriental Region are thought to have been fragmented, on the basis of hornbill ecology and systematics, during alternating warm (wet) and cool (dry) climatic periods. This does not include speciation events which appear to have resulted from dispersion (Figs. 5 and 6).

Period	Isolation proposed for
1) Current warm	Islands of Sri Lanka, Sumatra, Borneo, Philippines.
2) First cool	a) Malay Peninsula from Tenasserim.
	b) Tenasserim from Asian mainland.
	c) Minahasa arc from southern Sulawezi.
3) First warm	a) Indian savanna.
	b) Islands of Borneo, Philippines.
4) Second cool	a) Indian from Indo-Chinese Subregion.
	b) Indo-Chinese Subregion from Sundaic Province.
5) Second warm	Islands of Palawan, Philippines, Sulawezi.
6) Third cool	No speciation to indicate isolation event.
7) Third warm	a) Islands of Sundaic, Sulawezian and Philippine Provinces.
	c) Indo-Chinese Subregion from Sundaic Province.
8) Fourth cool	Part of Malayan Province.
9) Fourth warm	a) Part of Sundaic Province.
	b) Part of Malayan Province.
All earlier isolation events must also have occurred within the Oriental Region but no finer resolution is possible	

Discussion

Delimination of species and subspecies of Oriental-Australasian hornbills has been guided by the Recognition Concept of species and Allopatric Model of speciation, as for the review of Afrotropical species (Kemp & Crowe 1985). It has resulted in recognition of more species and fewer subspecies than previously (Sanft 1960). This includes recognition of the Sri Lankan *Ocyceros gingalensis* as distinct from *O. griseus* of the Indian mainland, and separation of *Annorrhinus austeni* and *A. tickelli*, based on differences in bill colour and sexual dimorphism. The separation of *Anthracoceros coronatus* and *Aceros subruficollis* as distinct species, as suggested previously by Frith & Frith (1983) and Elbel (1969) respectively, is also supported.

The populations of Philippine hornbills, in particular, have been divided into several species, based on consistent differences in sexual dimorphism, ontogeny, plumage and/or softpart colours. *Aceros leucocephalus* and *A. waldeni* are considered separate species and it is suggested that further study may show nominate *Buceros hydrocorax* to be specifically distinct from the subspecies *B. h. semigaleatus* and *B. h. mindanensis*. The Philippine populations of *Penelopides* are considered to constitute at least four species, whereas they were considered one species (*P. panini*) previously. *P. affinis basilanica* may, with further study, prove to be a fifth sspecies. Detailed information on softaprt colours, calls and displays is lacking for many Oriental hornbill populations, especially those of the Philippines. Further documentation is essential for refinement of species and subspecies limits.

The cladistic analysis offered poor resolution of relationships between major clades but was more robust in defining relationships within clades (Kemp & Crowe

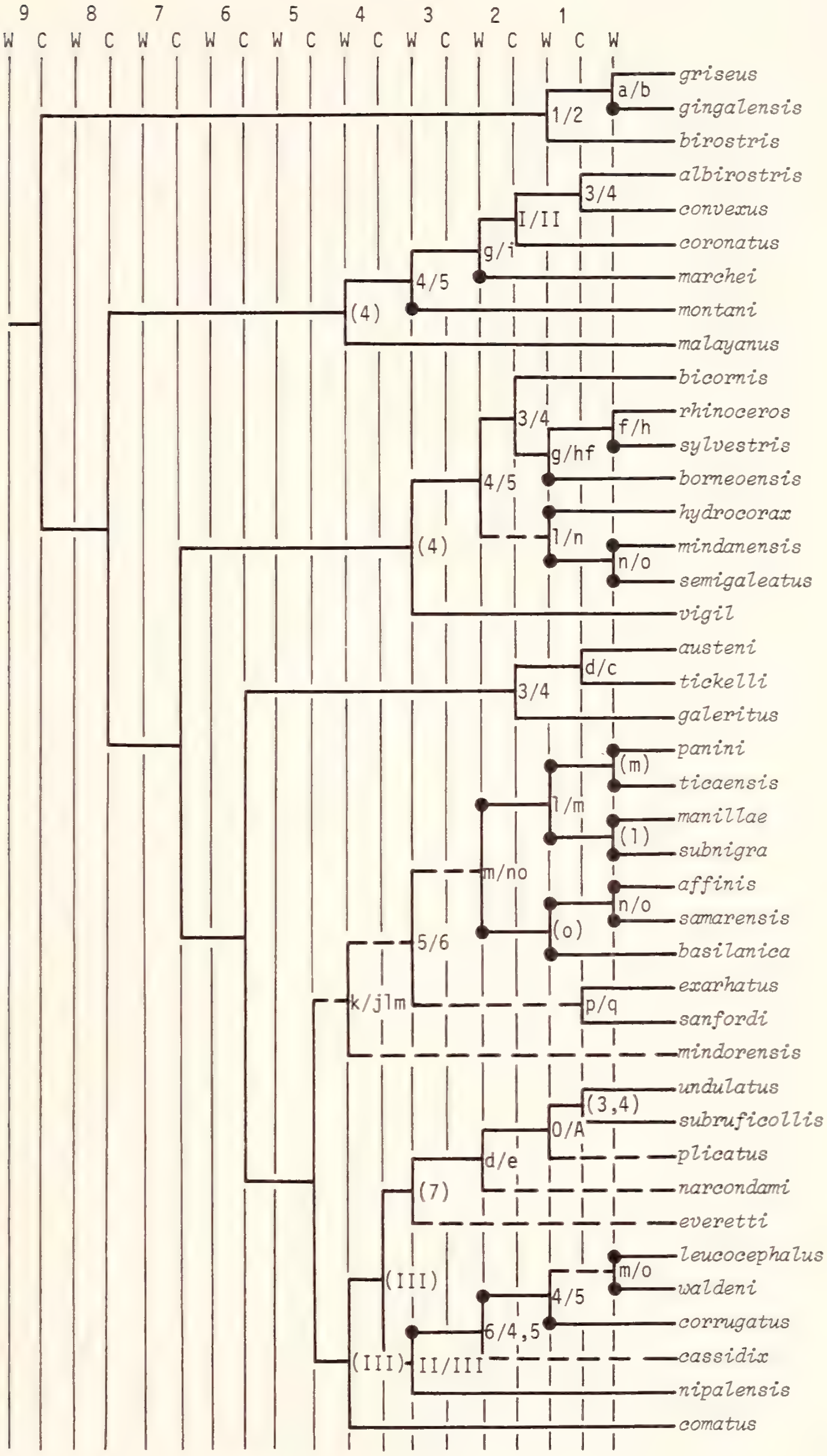

9 8 7 6 5 4 3 2 1
W C W C W C W C W C W C W C W C W C W
griseus
gingalensis
birostris
albirostris
convexus
coronatus
marchei
montani
malayanus
bicornis
rhinoceros
sylvestris
borneoensis
hydrocorax
mindanensis
semigaleatus
vigil
austeni
tickelli
galeritus
panini
ticaensis
manillae
subnigra
affinis
samarensis
basilanica
exarhatus
sanfordi
mindorensis
undulatus
subruficollis
plicatus
narcondami
everetti
leucocephalus
waldeni
corrugatus
cassidix
nipalensis
comatus
a/b
1/2
3/4
I/II
g/i
4/5
(4)
3/4
f/h
g/hf
4/5
l/n
n/o
(4)
d/c
3/4
(m)
l/m
(l)
m/no
n/o
(o)
5/6
k/jlm
p/q
(3,4)
0/A
d/e
(7)
(III)
m/o
4/5
6/4,5
(III)
II/III

Fig. 5: Cladogram of Oriental and Australasian hornbill species and subspecies (from Figs. 1—3) superimposed on alternating periods of warm, wet (W) and cool, dry (C) climate. Branching points are positioned on climatic periods during which the ecology of the clade suggests that its habitat or range would have been fragmented and its populations isolated. Dashed lines indicate where the clade or species must have originated by dispersal from one island to another. Large dots indicate where clades or species could have been isolated by rising sea level. Zoogeographical divisions (from Fig. 4, Table 2) that became isolated from one another (eg. c/d) or within which isolation occurred (eg. g) are suggested for each branching point. (Read *manilloe* instead of *manillae*).

1985). The primary clades have been recognized as genera, to cause minumum disruption to existing nomenclature until the higher taxonomy of hornbills is better resolved. It is notable, however, that four species placed previously in monotypic genera, (*Rhinoplax vigil*, *Ptilolaemus tickelli/austeni*, *Berenicornis comatus* and *Aceros nipalensis*), have been grouped with their nearest relatives in *Buceros*, *Anorrhinus*, *Aceros* and *Aceros* respectively.

It is unlikely that future studies will support the independant branching of each Oriental genus (Fig. 1). It appears, subjectively, that some members of the genera *Ocyceros*, *Anthracoceros* and *Buceros* (Fig. 2) have derived characters in common, such as tarsi coloured other than black, sexual dimorphism slight in casque form but marked in eye and casque colour and central rectrix pair elongated. *Ocyceros* was previously joined with Afrotropical *Tockus* species and, although they are quite distinct (Kemp 1979), it is notable that the call of *O. griseus* most resembles that of the primitive *T. albocristatus* (Kemp & Crowe 1985). Furthermore, the scattered distribution of some derived characters in *Anthracoceros* suggests that this genus is artificially constituted and some species are closely allied to *Buceros*. It is retained at present only because allocation of species to other genera is equivocal.

The genera *Anorrhinus*, *Penelopides* and *Aceros* (Fig. 3) also share some derived characters between their species, notably unique plumage of adult females and elaboration of bare facial skin. *Anorrhinus* species exhibit the least derived condition but their apomorphies suggest early separation from the other genera. These rough generic groupings may prove to be the two primary clades of Oriental-Australasian hornbills when further characters for comparison become available.

The zoogeography of the 31 hornbills species of the Oriental-Australasian region appears more complex than that of the 23 Afrotropical species. Vicariance events in the Afrotropical region are explicable solely from the effect of climatic fluctuations on distribution of vegetation types (Kemp & Crowe 1985). Furthermore, the radiation of Afrotropical hornbills can be explained without invoking dispersion between "islands" of habitat (although this does not prove that dispersion did not occur).

Vicariance events in the Oriental region appear to have occurred through climatic changes effecting either connections between land masses (through changes in sea level), changes in vegetation distribution or both combined. It is even possible, based on tectonic interpretations, that some Oriental taxa originated from populations rifted off on fragments of land (eg. Palawan and Sulawezi Islands, Lee & McCabe 1986). This would produce vicariance without changes in sea level or vegetation distribution. Dispersion from one area to another, resulting in an isolated daughter population, also appears to have been involved frequently in the radiation of Oriental-Australasian hornbills. If the tectonic history, submarine topography and hornbill distribution in the region is compared with the relationships proposed between hornbill species, dispersion must have occurred at least ten times (dashed lines in Figs. 5 and 6) during their radiation.

It is notable that dispersion must be invoked most frequently in the related genera *Penelopides* and *Aceros*, but for one instance in *Buceros*. Other branches in the radiation of these genera might also have resulted from dispersion but can be equally well explained by vicariance through the effects of changes in sea level. The clear differences between adjacent species and subspecies of *Penelopides* in the Philippines,

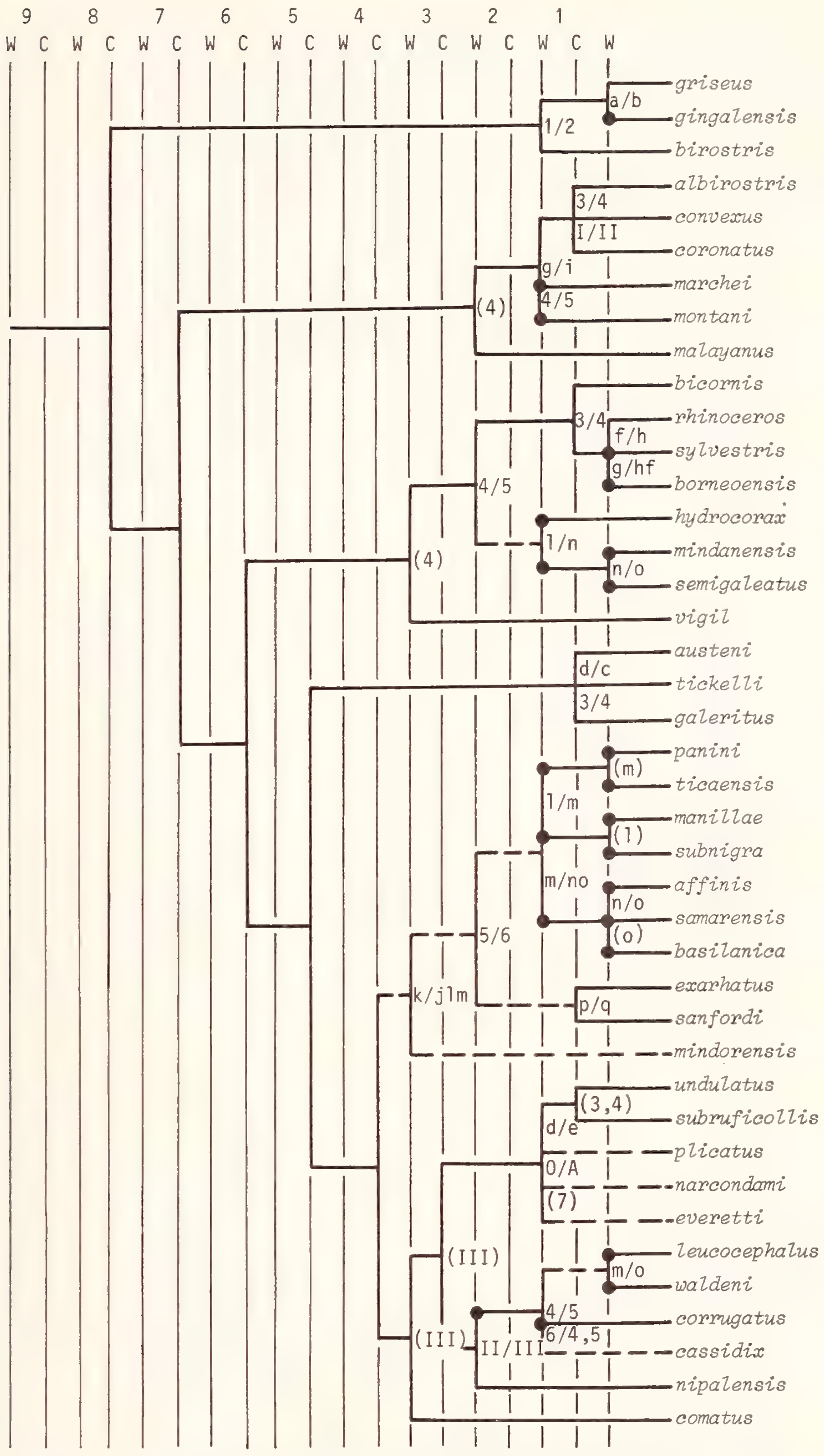

9 8 7 6 5 4 3 2 1
W C W C W C W C W C W C W C W C W C W
griseus
a/b
gingalensis
1/2
birostris
albirostris
3/4
convexus
I/II
coronatus
g/i
marchei
4/5
montani
(4)
malayanus
bicornis
3/4
rhinoceros
f/h
sylvestris
g/hf
borneoensis
4/5
hydrocorax
1/n
(4)
mindanensis
n/o
semigaleatus
vigil
austeni
d/c
tickelli
3/4
galeritus
panini
(m)
ticaensis
1/m
manillae
(1)
subnigra
m/no
affinis
n/o
samarensis
(o)
basilanica
5/6
k/j1m
exarhatus
p/q
sanfordi
mindorensis
undulatus
(3,4)
subruficollis
d/e
plicatus
O/A
narcondami
(7)
everetti
(III)
leucocephalus
m/o
waldeni
4/5
corrugatus
6/4,5
(III)
II/III
cassidix
nipalensis
comatus

Fig. 6: Evolutionary tree of Oriental and Australasian hornbill species and subspecies superimposed on alternating periods of warm, wet (W) and cool, dry (C) climate. Branching points are positioned on climatic periods during which the ecology of the clade suggests that its habitat or range would have been fragmented and its populations isolated. Dashed lines indicate where the clade or species must have originated by dispersal from one island to another. Large dots indicate where clades or species could have been isolated by rising sea level. Zoogeographical divisions (from Fig. 4, Table 2) that became isolated from one another (eg. c/d) or within which isolation occurred (eg. g) are suggested for each branching point. The tree differs from the cladogram (Fig. 5) in that the same isolation events are made synchronous where this is compatible with the branching sequence and geographical/ecological distribution of the taxa. Furthermore, cladogenesis is not confined to bifurcations if zoogeographical data permit multiple furcations. (Read *manilloe* instead of *manillae*).

despite quite short distances separating several islands, suggest that dispersion is less important than vicariance in subsequent radiation within this genus. Even where dispersion must be invoked, the distances crossed by *Penelopides* species are generally short (Sunda Shelf to Mindoro Island, Mindoro Island to the rest of the Philippines, the colonization of Sulawezi from either the Sunda shelf or the Philippines).

No subspecies are recognized in the genus *Aceros* and at least four species must have arisen through dispersion. It is notable that this is the most geographically extensive and speciose of Oriental-Australasian clades, one species extending far into the Australasian region and others incorporating such outlying islands as Narcondam and Sumba. The extensive movements of many *Aceros* today, especially in the subgenus *Rhyticeros* which regularly visit offshore islands (Kemp 1979), suggests that mobility is an exaptation (*sensu* Gould & Vrba 1982) important in the radiation of this clade and its lack of subspeciation. The habit of several species of travelling and roosting in flocks would also aid dispersion, through providing a founder population with a better chance of viability.

The more varied opportunities for speciation in the Oriental region can explain, alone, its more extensive radiation of hornbills compared with the Afrotropical region. The combination of varied topography, allowing fragmentation of habitats by changes in sea level as well as in distribution of vegetation types, together with the inherent dispersal potential of some hornbill clades, would have provided many opportunities for small populations to become isolated. This explanation is more parsimonious than ones based on ecological considerations, such as the relative diversity of niches between regions. The broad habitat requirements of most hornbill species, but the discontinuous and erratic distribution of plants (with little congruence between faunal and floral zoogeography in the Oriental region (Flenley 1979), support this contention.

Radiation of Oriental-Australasian hornbills has been confined almost entirely to forest, with 30 species in this habitat compared to 12 in the Afrotropical region. In contrast, only *Ocyceros birostris* occupies savanna in the Oriental region compared to 11 species in the Afrotropical region. These differences can be explained, once again, by the relative opportunities for isolation of populations in forest and savanna within each region. Africa, as one land mass covered with extensive savanna and forest habitats which expanded, contracted and fragmented one another, can be predicted to generate a quite different pattern of isolated populations from the fragmented land masses of the Oriental region, most of which have supported forest throughout the Tertiary (Flenley 1979).

A minimum of four cool-warm climatic cycles are necessary to generate the proposed branching patterns of Oriental-Australasian hornbill genera (Fig. 6, Table 3). This is one cycle less than is needed for radiation of Afrotropical genera (Kemp & Crowe 1985), despite the fewer species generated in the latter region, and is further evidence of differences in speciation opportunities between the regions. Much of the speciation within the Oriental region, especially in the Philippine and Sulawezian Provinces (Wallacea), must have taken place since the middle or late Tertiary, based on the tectonic history of the area (Hamilton 1979, Whitmore 1981, Lee & McCabe 1986). It is encouraging that three primary episodes of global cooling are recognized since the mid-Tertiary, at about 15, 10 and 5,5 Myr, followed by lesser episodes at about 2,4 and 0,9 Myr (Brain 1981, 1983; Miller & Fairbanks 1985). Such major episodes may provide the primary impetus to speciation in groups with broad habitat requirements, such as hornbills, whereas more restricted or specialized species may also respond to lesser fluctuations.

It is not possible to set such time limits to the radiation of Afrotropical hornbills nor to discover other possible sources of vicariance. However, it is feasible for the five major episodes of global cooling since the mid-Tertiary to have also produced the radiation proposed for the African clades. Further precision in Afrotropical zoogeography will only be possible if dated fossils become available or spatial and temporal distributions of vegetation types can be reconstructed. Cladistic analyses of speciose clades with more specialized habitat requirements than hornbills, such as francolins or some passerine families, may assist in this resolution.

Acknowledgements

Various research relevant to this publication has been supported by the South African Council for Scientific and Industrial Research (Research Grants Division, later Foundation for Research Development), the Frank Chapman Memorial Fund of the American Museum of Natural History, the Forestry Department of Sarawak (Malaysia), the Transvaal Museum and Mrs. Phyll Beaumont. Logistical support has come from Mr. Ken Scriven and World Wildlife Fund (Malaysia), the British Museum (Natural History), the American Museum of Natural History, the Transvaal Museum, the Delaware Museum of Natural History, the Sarawak Museum, the Basel Museum, the Library of Natural Sounds at Cornell University and the Bombay Natural History Society. Members of the Hornbill Specialist Group of the International Council for Bird Preservation, especially Ms. Pilai Poonswad, Messrs. S. A. Hussain, Atsuo Tsuji, Derek Holmes and David Bishop made available useful comments and material, as well as Messrs. Ben King, Frank Rozendaal, Ken Scriven and Drs. Jared Diamond, David Wells and Ernst Sutter. Tony Harris is thanked for preparing sonagrams for both Oriental and Afrotropical sections of this review.

Zusammenfassung

Nach der vorliegenden Untersuchung sind die Bucerotidae in der Orientalis mit 30 Arten und 10 Unterarten und in der Australasiatischen Region mit 1 Art vertreten. *Ocyceros* umfaßt 3 Arten, die bisher zu den Afrotropischen *Tockus* gestellt wurden. Die Arten, die bisher die monotypischen Gattungen *Rhinoplax*, *Ptilolaemus*, *Aceros* und *Berenicornis* bildeten, werden jeweils mit den ihnen nächstverwandten Arten zusammengefaßt, wobei allerdings *Aceros* als Gattungs- und *Berenicornis* als Untergattungsname erhalten bleiben. *O. gingalensis*, *Anthracoceros coronatus*, *Anorrhinus austeni*, *Penelopides manilloe*, *P. affinis*, *P. mindorensis*, *Aceros subruficollis* und *A. waldeni* werden als eigenständige Arten aufgefaßt. Eine zoogeographische Analyse legt nahe, daß die Möglichkeiten zur Artbildung in Waldgebieten, nicht jedoch in Savannen, für Bucerotidae in der Orientalis größer waren als in der Afrotropis. Die vielgestaltige Topographie des Meeresbodens und die Tektonik in der orientalischen Region haben gemeinsam mit der Mobilität einiger Hornvogel-Arten diese Radiation ermöglicht. Einige Hornvogel-Gruppen in der Orientalis müssen sich seit dem Mittleren Tertiär aufgespalten haben, wenn man die Tektonik in dieser Region zugrundelegt. Die anschließende Radiation fällt zeitlich mit den 3—5 großen Phasen weltweiter Abkühlung zusammen.

Literature

Abdulali, H. (1951): Some notes on the Malabar Grey Hornbill (*Tockus griseus* [Bath.]). — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 50: 403—404.

Aharon, P., J. Chappell & W. Compston (1980): Stable isotope and sea-level data from New Guinea supports Antarctic ice-surge theory of ice ages. — Nature 283: 649—651.

Ali, S. (1936): The ornithology of Travancore and Cochin. Part VI. — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 39: 3—35.

— & S. D. Ripley (1970): Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. 4. — Oxford Univ. Press, London.

Anderson, J. (1887): List of birds, chiefly from the Mergui Archipelago, collected for the Trustees of the Indian Museum, Calcutta. — J. Proc. Linnean Soc. 21: 136—153.

Banks, E. (1935): Notes on birds in Sarawak, with a list of native names. — Sarawak Mus. J. 4: 267—326.

Bartels, M., & H. Bartels (1937): Uit het leven der neushoornvogels (I), (II), (III). — De Tropische Natuur 26: 117—127, 140—147, 166—173.

Bell, J., & D. F. Brunning (1979): Breeding the Malayan wreath-billed hornbill *Aceros undulatus undulatus* at the New York Zoological Park. — Int. Zoo Yearbook 19: 145—147.

Bernstein, H. A. (1861): Über Nester und Eier javascher Vögel. — J. Orn. 9: 113—128.

Bingham, C. T. (1879): Notes on the nidification of some hornbills. — Stray Feathers 8: 459—463.

Brain, C. K. (1981): The evolution of man in Africa: was it a consequence of Cainozoic cooling? Alex du Toit Memorial Lectures No. 17. — Geological Society of South Africa (annexure to vol. 84): 1—19.

— (1983): The Terminal Miocene Event: A critical environmental and evolutionary episode? — SASQUA Int. Symp. Swaziland: 491—498.

Choy, P. K. (1980): Breeding the Great Indian hornbill *Buceros bicornis* at Jurong Bird Park. — Int. Zoo Yearbook 20: 204—206.

Coupe, M. F. (1967): Aggressive behaviour in Wreathed Hornbills at Chester Zoo. — Avicultural Mag. 73: 170—171.

Deignan, H. G. (1945): The birds of northern Thailand. — Bull. U. S. natn. Mus. 186.

Dunselman, J. (1937): Iets over neushoornvogels in Borneo. — De Tropische Natuur 26: 16—19.

Elbel, R. E. (1969): The taxonomic position of the hornbill *Rhyticeros plicatus subruficollis* (Blyth) as indicated by the Mallophaga. — Condor 71 (4): 434—435.

— (1977): Two new *Buceronirmus* (Mallophaga: Philopteridae) from *Rhyticeros undulatus* and *R. plicatus* (hornbills).— Pacific Insects 17 (4): 413—418.

Flenley, J. R. (1979): The equatorial rainforest: a geological history. — Butterworths, London.

Frith, C. B., & V. E. Douglas (1978): Notes on ten Asian hornbill species (Aves: Bucerotidae); with particular reference to growth and behaviour. — Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 27: 35—82.

— & D. W. Frith (1983): A systematic review of the hornbill genus *Anthracoceros* (Aves, Bucerotidae). — Zool. J. Linn. Soc. 78: 29—71.

Gillard, E. T., & M. LeCroy (1966): Birds of the middle Sepik Region, New Guinea. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 132 (4): 247—275.

— & — (1967): Results of the 1958—1959 Gillard New Britain Expedition: 4. Annotated list of birds of the Whiteman Mountains, New Britain. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 135 (4): 173—216.

Gould, S. J., & E. S. Vrba (1982): Exaptation — a missing term in the science of form. — Palaeobiology 8 (1): 4—15.

Haile, N. S. (1971): Quaternary shorelines in West Malaysia and adjacent parts of the Sunda Shelf. — Quaternaria 15: 333—343.

Hamilton, W. (1979): Tectonics of the Indonesian Region. — Geol. Survey Professional Paper 1078: 1—308.

Haimhoff, E. H. (1987): A spectrographic analysis of the loud calls of Helmeted Hornbills *Rhinoplax vigil*. — Ibis 129: 319—326.

Henry, G. M. (1971): A guide to the birds of Ceylon. — Oxford Univ. Press, Oxford.

Hussain, S. A. (1984): Some aspects of the biology and ecology of Narcondam Hornbill (*Rhyticeros narcondami*). — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 81 (1): 1—18.

Hutchins, M. (1976): Breeding biology and behaviour of the Indian pied hornbill *Anthracoceros malabaricus malabaricus*. — Int. Zoo Yearbook 16: 99—104.

Kemp, A. C. (1979): A review of the hornbills: biology and radiation. — Living Bird 17: 105—135.

— & T. M. Crowe (1985): The systematics and zoogeography of Afrotropical hornbills (Aves: Bucerotidae). Schuchmann, K.-L. (Ed.). — Proc. Intern. Symp. African Vertebr., Bonn: 279—324.

Lee, C.-S., & R. McCabe (1986): The Banda-Celebes-Sulu basin: a trapped piece of Cretaceous-Eocene oceanic crust? — Nature 322: 51—54.

Lieras, M. (1983): A bird's eye view. — Zoonooz 56 (3): 4—10.

Lint, K. C. (1972): Those odd hornbills. — Zoonooz 45 (1): 4—11.

Madge, S. G. (1969): Notes on the breeding of the Bushy-crested Hornbill *Anorrhinus galeritus*. — Malay. Nat. J. 23: 1—6.

Medway, Lord, & D. R. Wells (1976): The birds of the Malay Peninsula. Vol. V. — H. F. & G. Witherby and Penerbit Universiti Malaya, London and Kuala Lumpur.

Miller, K. G., & R. G. Fairbanks (1985): Cainozoic d180 record of climate and sea level. — S. Afr. J. Sci. 81: 248—249.

Poonswad, P., A. Tsuji, & C. Ngarmpongsai (1983): A study of the breeding biology of hornbills (Bucerotidae) in Thailand. — Proc. Delacour/Int. Foundation Cons. Birds Symp. Breeding Birds in Captivity: 239—265.

Riley, J. H. (1938): Birds from Siam and the Malay Peninsula in the United States National Museum collected by Drs. Hugh M. Smith and William L. Abbot. — Bull. U. S. natn. Mus. 172.

Sanft, K. (1953): On the status of the hornbill *Aceros subruficollis* (Blyth). — Ibis 95: 702—703.

— (1960): Aves, Upupae Bucerotidae. — Das Tierreich 76: 1—174. Berlin.

Sharpe, R. B. (1890): On the ornithology of North Borneo. — Ibis (6) 2: 1—24.

Stott, K. (1947): Notes on the Philippine Brown Hornbill. — Condor 49: 35.

Tickell, S. R. (1864): On the hornbills of India and Burmah. — Ibis (1) 4: 173—182.

van Bemmel, A. C. V., & K. H. Voous (1951): On birds of the islands of Muna and Buton, S. E. Celebes. — Treubia 21 (1): 27—104.

Whitmore, T. C. (ed.) (1981): Wallace's Line and plate tectonics. — Clarendon Press, Oxford.

Dr Alan C. Kemp, Department of Birds, Transvaal Museum, P. O. Box 413, Pretoria, 0001 Republic of South Africa.

Appendix

Classification and description of taxa

The taxa of hornbills recognized in this study are described below in a classification and sequence derived from the cladogram (Figs. 1—3, Kemp & Crowe 1985). The numbers in brackets after each taxon indicate the derived characters by which the taxon is recognized (Table 1, Kemp & Crowe 1985). Where a number is preceded by a minus sign, this indicates homoplasy and assumes secondary development of the primitive character state. In some instances, details of the characters are included in brackets after the number. Descriptions of supraspecific taxa are not presented, as these can be constructed from the derived characters which they exhibit and those shared with higher taxa.

Details of specific and subspecific plumages have been documented by Sanft (1960) and a detailed review of the genus *Anthracoceros* has been presented by Frith & Frith (1983). Only those plumage, casque and softpart details by which subspecies and similar species differ from one another are mentioned here. Most attention is given to describing characters assumed to be used in communication. Casque form and softpart colours, with special reference to sex and age differences, are detailed. That females are smaller than males, and that juveniles have only a rudimentary casque structure, is not repeated for each species. Sonagrams and descriptions of the loudest calls are presented where available. These calls are assumed to be used in long-distance communication, and to be homologous in comparisons between species and subspecies. Any movements made or postures adopted while calling are described. Further study of softpart colours, calls and displays is required, so where information is lacking or conflicting this is indicated. Where subspecies have been described by Sanft (1960) and subsequent workers, but are not recognized here, they are mentioned in a brief account of the geographical or ecophenotypic variation they are assumed to represent.

Family: Bucerotidae Gray, 1841. (characters supporting monophyly in Kemp and Crowe 1985.)

Genus: *Bucorvus* Lesson, 1830. (11, 13, 14, 17, 19a [primaries all white], 25b, 26, 36.) (Species: *abyssinicus*, *cafer*.) Afrotropical genus.

Genus: *Tockus* Lesson, 1830. (1—6, 15, 16.) (Species: *albocristatus*, *hartlaubi*, *camurus*, *monteiri*, *erythrorhynchus*, *leucomelas*, *flavirostris*, *deckeni*, *hemprichii*, *fasciatus*, *bradfieldi*, *alboterminatus*, *pallidirostris*, *nasutus*.) Afrotropical genus.

Genus: *Ocyceros* Hume, 1873. (7—9.)

Species: *O. birostris* (Scopoli, 1786) (30, 38.)
Casque form: adult male, discrete ridge along the top of the bill terminating in a point midway down the bill; adult female, low ridge at base of upper mandible. Bill colour: adult male and adult female, dark brown with pale yellow on tip of casque, bill and underside of lower mandible; juvenile, yellow (Ali & Ripley 1970). Bare skin: smooth, circumorbital only: adult male, adult female and juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, red-brown; adult female, brown; juvenile, undescribed. Leg colour: adult male, grey-brown; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): shrill monotonous squeal, various loud cackling and squealing notes (Ali & Ripley 1970). Display: tail depressed under perch while calling and swung slowly back and forth (Ali & Ripley 1970).

Species: *O. gingalensis* (Shaw, 1811). (19d, 35?, 37 [bill], round nostril.)
Casque form: adult male, slight ridge along top of bill merging into tip; adult female, like male but merging midway into bill. Bill colour: adult male, cream with black base to upper

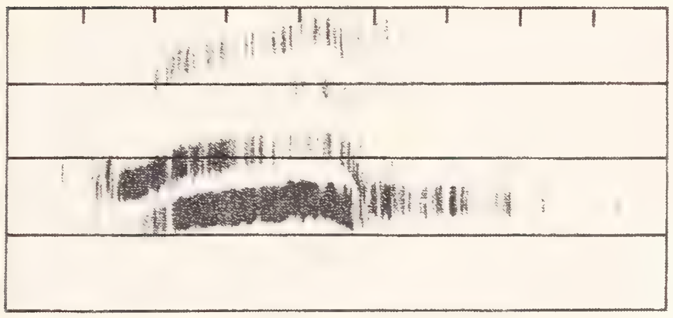


Fig. 7: Sonagram of the loudest call of *Ocyceros griseus*.
Sonagram prepared on a Voice Identification Series 700 audiospectograph set for wide band (300 Hz) analysis. Vertical divisions — frequency at 1000 Hz intervals from baseline of zero, horizontal divisions — time in 100 msec intervals. See appendix for source and verbal description of call (shown in Figs. 7—12).

mandible and patch on underside of lower mandible; adult female, black with cream stripe along side of upper mandible; juvenile, pale greenish. Bare skin: smooth, circumorbital and small gular patches: adult male, adult female and juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, red; adult female, brown (Ali & Ripley 1970); juvenile, dark blue-grey. Leg colour: adult male, adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): loud kaa ... kaa ... kakakaka or kuk ... kuk ... kuk-kuk-kuk ko ko kokoko (Henry 1971) Display: none recorded.

Species: *O. griseus* (Latham, 1790). (19e [eyestripe], 37 [bill], oval nostril.)

Casque form: adult male, slight ridge along top of bill merging into tip; adult female, like male but merging midway into bill. Bill colour: adult male, yellow becoming more orange at base; adult female, pale yellow with black casque and patch at base of lower mandible; juvenile, horn coloured with greenish tinge on lower mandible, developing black lines along sides of upper mandible to resemble adult female (Abdulali 1951). Bare skin: smooth, circumorbital and small gular patches: adult male and adult female, black; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male and adult female, red-brown (Ali and Ripley 1970); juvenile, grey (Abdulali 1951). Leg colour: adult male and adult female, dark grey-green (Ali 1936); juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 7, India, Ben King): various loud harsh croaks (Fig. 7), chuckles, mock laughter and raucous cackling (Ali & Ripley 1970). Display: Tail somewhat fanned while calling, to display white tip (pers. obs.).

Genus: *Anthracoceros* Reichenbach, 1849. (7—10.)

Species: *A. malayanus* (Raffles, 1822) (30, 39b, 40.)

Casque form: adult male, large cylinder rising above forehead and becoming projecting blade over end of bill; adult female, smaller cylinder over base of bill tapering to point midway along bill. Bill colour: adult male, light yellow with narrow black base to bill and casque; adult female, black; juvenile, pale greenish-yellow (Dunselman 1937, Frith & Douglas 1978, pers. obs.). Bare skin: smooth, circumorbital and two separate gular patches: adult male, circumorbital and gular dark blue-black, often with yellow patch below eye; adult female, circumorbital flesh-coloured, gular yellowish-buff; juvenile, dull yellow with orange surround to eye smudged black (Frith & Douglas 1978). Eye colour: adult male, dark red; adult female, dark brown; juvenile, dark brown. Leg colour: adult male and adult female, black; juvenile, grey (Dunselman 1937). Loudest call (Fig. 8A, Sarawak, Alan Kemp): harsh prolonged cawing notes (Bartels & Bartels 1937), rising and falling in pitch and volume before ending abruptly with brief second note. Display: none recorded.

Species: *A. montani* (Oustalet, 1880). (19d, 37 [facial skin], 39a.)

Casque form: adult male and adult female, high blade originating above forehead and ending abruptly two-thirds of way along bill. Bill colour: adult male and adult female, black; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, extensive circumorbital and gular patches at base of bill just meeting under throat: adult male and adult female, black; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, cream; adult female, dark brown; juvenile undescribed. Leg colour: adult male, black; adult female and juvenile undescribed. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Species: *A. marchei* Oustalet, 1885. (19d.)

Casque form: adult male, low cylinder originating above forehead and ending as pointed projection above bill tip; adult female, low cylinder above bill ending in point midway along bill. Bill colour: adult male and adult female, pale yellow with black base to lower mandible; juvenile, cream with grey base. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive, barely separated gular patches: adult male and adult female, white with bluish tinge and black ring round eye; juvenile, white with bluish tinge and lacking black ring round eye. Eye colour: adult male, red-brown; adult female, brown; juvenile, grey. Leg colour: adult male, black; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): soft kiew notes repeated, similar to *A. albirostris* (Frith & Douglas 1978). Display: none recorded.

Species: *A. coronatus* Boddaert, 1783). (30, 37 [facial skin].)

Casque form: adult male, large axe-like structure ridged along sides, originating above forehead and ending as projecting blade near end of bill; adult female, like adult male. Bill colour: adult male, yellow with black base to casque and bill and extensive black patch over end of casque (extent of black variable and increases with age); adult female, similar to adult male without black back to casque and with smaller black patch on casque; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive, barely separated gular patches: adult male, circumorbital blue-black, gular flesh-coloured; adult female, circumorbital white with pink tinge, gular flesh-coloured; juvenile, like adult of same sex (Ali & Ripley 1970). Eye colour: adult male, red to orange-red; adult female, brown to blue-brown; juvenile, undescribed. Leg colour: adult male, dark greenish-grey; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 8B, Sri Lanka, Ben King): similar to *A. albirostris*, but deeper in tone and less modulated. Display: none recorded.

Species: *A. albirostris* (Shaw & Nodder, 1807). (30, 37 [facial skin].)

Subspecies: *A. a. albirostris* (Shaw & Nodder, 1807). (30, 37 [facial skin].) Casque form: adult male, cylinder above base of upper mandible tapering to blade midway down bill; adult female, similar to adult male but less convex and tip not projecting. Bill colour: adult male, yellow with black base to and patch on side of casque extending onto bill; adult female, yellow with distal half of casque and bill black and dark brown patch at sides and base of lower mandible; juvenile, pale yellow (Hutchins 1976); extent of black variable and increases with age (Frith & Frith 1983). Bare skin: smooth, circumorbital and two separate extensive gular patches: adult male and adult female, circumorbital white with black spot in front of eye, gular white with bluish tinge; juvenile, circumorbital white tinged pink, gular flesh blue-white. Eye colour: adult male, dark red; adult female, brown to grey-brown; juvenile, dark brown. Leg colour: adult male and adult female, dull greenish-grey; juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 8C1, Thailand, Pilai Poonswad): variety of loud shrill squeals and raucous cackles (Ali & Ripley 1970), loud cackling kleng-keng, kek-kek-kek-kek-kek (Medway & Wells 1976), rising and falling in pitch and volume. Display: none recorded.

Subspecies: *A. a. convexus* (Temminck, 1832). (37 [bill, facial skin].) Plumage same as *A. a. albirostris* but for flecks of black in white areas of tail of many specimens, smaller than

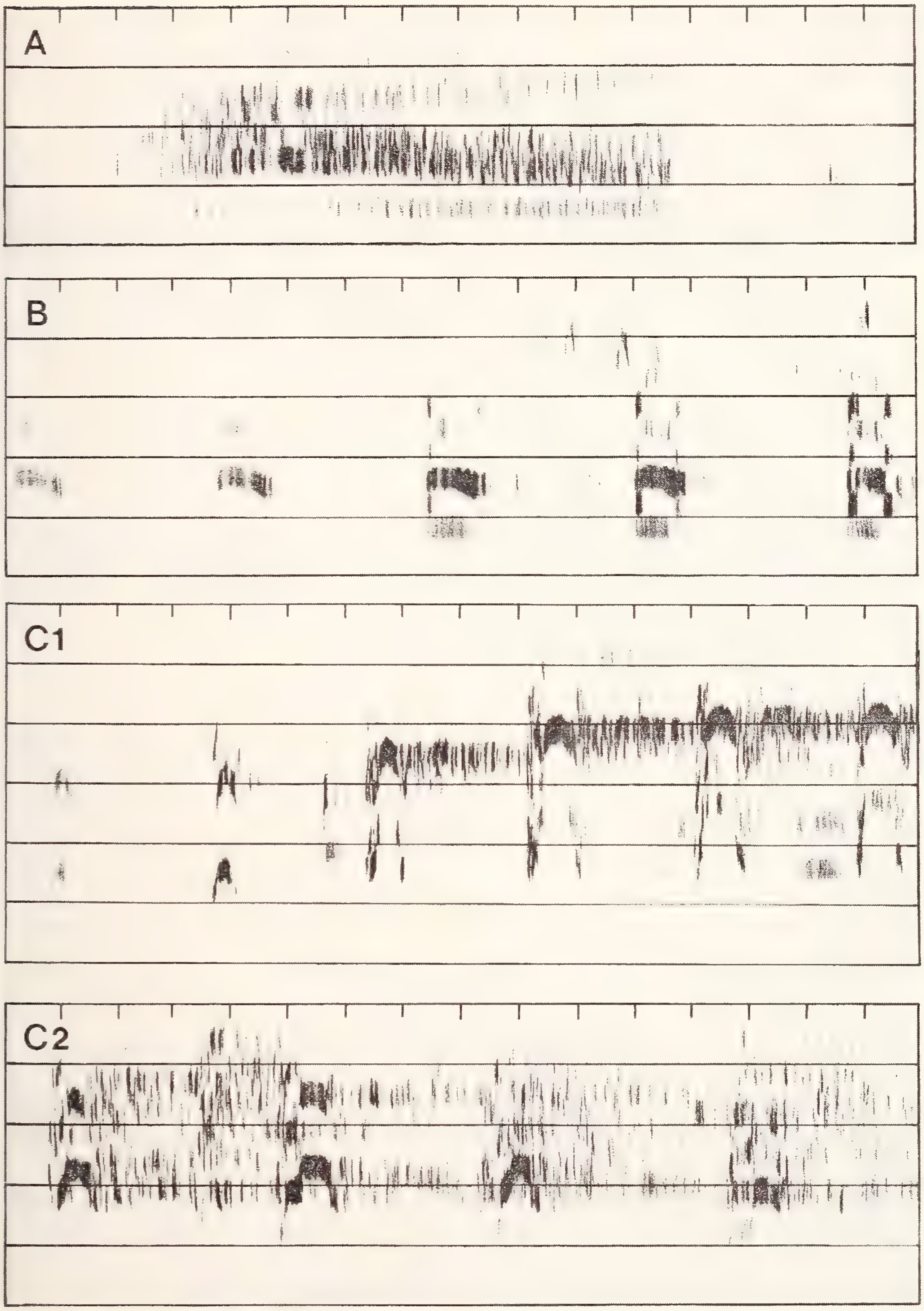


Fig. 8: Sonagrams of the loudest calls of *Anthracoceros* hornbill species. A — *A. malayanus*; B — *A. coronatus*; C1 — *A. a. albirostris*; C2 — *A. a. convexus*.

nominate northern subspecies, as part of cline from north to south of range. Casque form and bill colour like *A. a. albirostris*, but less black on bill of adult female despite considerable local and geographical variation. Circumorbital skin of adults apparently lacks black spot before eye. Eye colour of adults of both sexes described as light brown (Bartels & Bartels 1937), juvenile grey-brown. Leg colour: adult male, adult female and juvenile, dull greyish-green. Loudest call (Fig. 8C2, Indonesia, Ben King): described as similar to nominate subspecies (Bartels & Bartels 1937). Display: none recorded.

Genus: *Buceros* Linnaeus, 1758. (7—9, 11, 17, 18, 25b, 27a, 28a, 37 [cosmetic colouration], 40.)

Species: *B. vigil* (Gloger, 1841). (30, 36, 40.)

Casque form: adult male and adult female, high broad ridge with ridge along side arising above forehead and terminating in solid plate midway along bill. Bill colour: adult male, red but for yellow front of casque and distal half of bill; adult female, similar to adult male but yellow tip speckled with black; juvenile, yellowish-green. Bare skin: smooth, circumorbital as well as whole of neck and throat: adult male, blood red; adult female, lilac with blue and cream under throat veined with pale blue; juvenile, similar to adult of relevant sex. Eye colour: adult male, dark red or red-brown; adult female, red-brown; juvenile, pale red-brown. Leg colour: adult male and adult female, red-brown; juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 9A1—4, Sarawak, Alan Kemp): a series of prolonged Hou notes (Fig. 9A1) rising and quickening (into double notes, Haimhoff 1987) until the crisis is an unbroken series of shrill chuckles — Hee-Hee-Hee (Fig. 9A2) . . . dying away to mocking Ha notes (Fig. 9A3) (Banks 1935, see especially Haimhoff 1987 for a detailed analysis of this call sequence). Also a braying flight call repeated (Fig. 9A4, pers. obs.). Display: last phase of the loud call is uttered with bill pointing upwards and mouth wide open (Haimhoff 1987).

Species: *B. hydrocorax* Linnaeus, 1766. (19d, 35?, 38 [juvenile plumage].)

Subspecies: *B. h. hydrocorax* Linnaeus, 1766. (27a [juvenile], 37 [facial skin]). Casque form: adult male and adult female, flat block extending from forehead to point overhanging middle of bill. Bill colour: adult male, crimson with black base; adult female, all crimson; juvenile, black. Bare skin: smooth, circumorbital only: adult male, yellow; adult female, black; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, red; adult female, white; juvenile, undescribed. Leg colour: adult male, red-brown; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 9B, locality assumed to be Luzon, Ben King): described as similar to *B. h. mindanensis*, a clear resonant honk repeated, with female at higher pitch (middle call Fig. 9B). Display: none recorded.

Subspecies: *B. h. mindanensis* Tweeddale, 1877. (30b, 39c.). Plumage of juvenile differs from *B. h. hydrocorax* in basal half of tail black (not just black band across centre). Casque form: adult male and adult female, high, flat block extending from over forehead to point almost overhanging bill tip. Bill colour: adult male, crimson with black base and distal half yellow; adult female, crimson with distal half yellow; juvenile, black. Bare skin: smooth, circumorbital and small gular patches: adult male, circumorbital black with yellow patch below eye, gular yellow; adult female and juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, pale yellow or green; adult female, white, pale blue or cream; juvenile male, pale yellow; juvenile female pale blue or brown. Leg colour: adult male and adult female, light coral red; juvenile, black. Loudest call (no recording available): clear resonant honk, repeated (Stott 1947). Display: none recorded.

Subspecies: *B. h. semigaleatus* Tweeddale, 1878. (39c.) Plumage of juvenile like *B. h. mindanensis*. Casque form: adult male and adult female, flat wedge merging into middle of bill. Bill colour like *B. h. mindanensis*. Bare skin: circumorbital and small gular patches: adult male, circumorbital black, gular yellow; adult female, all greenish-yellow; juvenile, yellowish-green. Eye colour: adult male, pale yellow or green; adult female, pale blue or white; juvenile, brown. Leg colour like *B. h. mindanensis*. Loudest call (no recording available): described as similar to *B. h. mindanensis*. Display: none recorded.

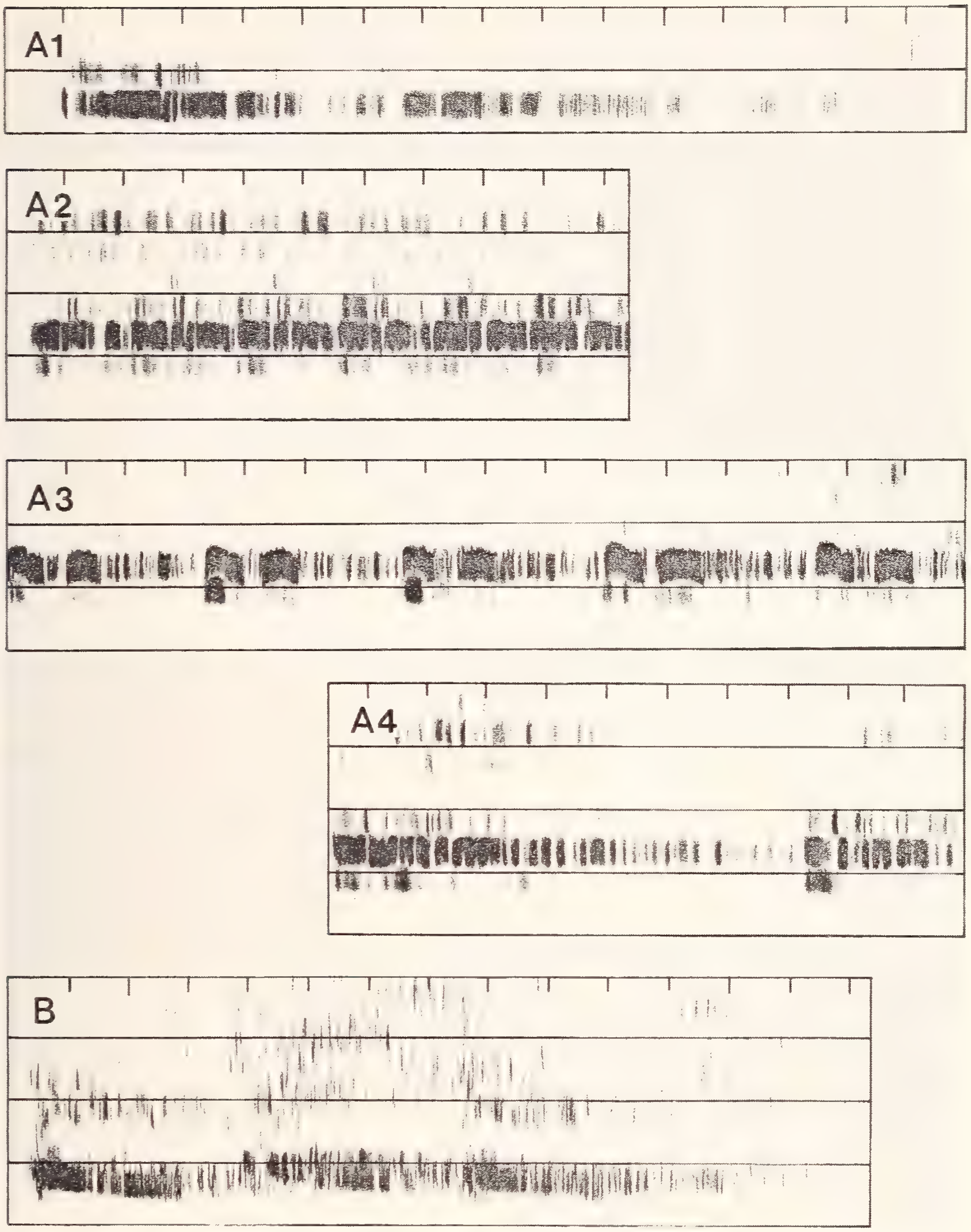


Fig. 9: Sonagrams of the loudest calls of some *Buceros* hornbill species. A1—4 — *B. vigil*; B — *B. hydrocorax*.

The difference in softpart colours, extent of gular skin and juvenile plumage between *B. h. hydrocorax* and the other two subspecies *B. h. mindanensis* and *B. h. semigaleatus* suggests that two species may be involved. Field study and documentation of softpart differences are required.

Species: *B. rhinoceros* Linnaeus, 1758. (28 a, 39 a c.)

Subspecies: *B. r. rhinoceros* Linnaeus, 1758. (27 a, 28 a.) Casque form: adult male and adult female, large cylinder arising above forehead and with tip curving up and back to varying degree about midway along bill. Bill colour: adult male, yellow with orange preen oil applied over basal half, black rear to casque, base of mandibles and line along side of casque; adult

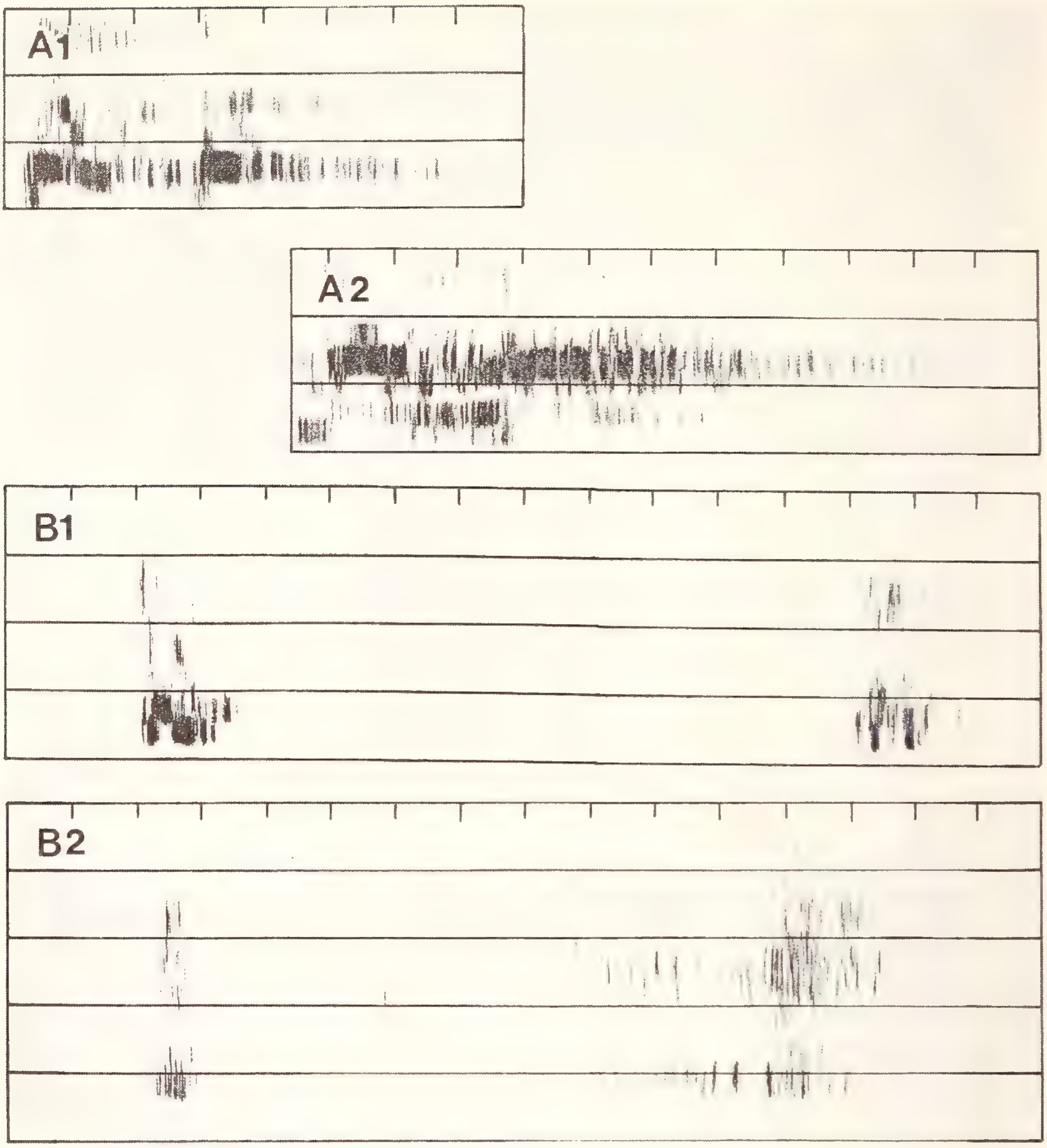


Fig. 10: Sonagrams of the loudest calls of some *Buceros* hornbill species. A1—2 — *B. rhinoceros*; B1—2 — *B. bicornis*.

female, yellow with orange preen oil applied over basal half; juvenile, yellow with orange base (Frith & Douglas 1978). Bare skin: smooth, circumorbital only: adult male, black; adult female, red with black eyelids forming ring round eye (Lint 1972, Riley 1938); juvenile, grey. Eye colour: adult male, red; adult female, white; juvenile, grey (Frith & Douglas 1978). Leg colour: adult male and adult female, olive-green (Riley 1938); juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): harsh croak, more wheezy in females (Banks 1935), sharp kak note when perched with loud goose-like honking, usually uttered antiphonally by pair, in flight (Medway & Wells 1976). Display: jerks head upwards with each note, raising bill skywards (Frith & Douglas 1978).

Subspecies: *B. r. borneoensis* Schlegel & Müller, 1840. (28a.) Smaller than *B. r. rhinoceros* with casque shorter, broader and tip more recurved. Form and softpart colours like *B. r. rhinoceros*. Loudest call (Fig. 10A1—2, Sarawak, Alan Kemp): loud, deep grunts (Fig. 10A1) and braying flight call (Fig. 10A2), female following male antiphonally at slightly higher pitch in each case. Display: like *B. r. rhinoceros* (pers. obs.).

Subspecies: *B. r. silvestris* Vieillot, 1816. (27a.) Plumage differs in broader black band across rectrices. Casque only raised at tip without any recurvature. Form and softpart colours like *B. r. rhinoceros*. Loudest call (no recording available): similar to nominate subspecies (H. Bartels pers. comm.). Display: none described.

Species: *B. bicornis* Linnaeus, 1758. (28a, 39c.)
Casque form: adult male and adult female, broad concave block arising over forehead and dividing into two points on either side of middle of bill. Bill colour: adult male, yellow becoming orange at tip and centre, black base to casque, mandibles and beneath overhang of casque; adult female, yellow with black base to mandibles and red-brown base to casque; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital only: adult male, black; adult female, flesh-coloured with black eyelids forming ring round eye; juvenile, fleshy-pink (Frith & Douglas 1978). Eye colour: adult male, red; adult female, white; juvenile, blue-grey (Frith & Douglas 1978) or white (Choy 1980). Leg colour: adult male and adult female, olive-green; juvenile, greenish-yellow (Deignan 1945, Choy 1980). Loudest call (Fig. 10B1, Thailand, Pilai Poonswad, 10B2, Hawaii Zoo, W. & J. Ward): very loud reverberating kok repeated at slow regular intervals (Ali & Ripley 1970, Fig. 10B1), coarse guttural whaa (Frith & Douglas 1978) or double who-whaa uttered at takeoff and in flight (Fig. 10B2). Display: neck stretched vertically up and bill pointing skywards with each kok call (Ali & Ripley 1970).

The populations of continental Asia are larger than the nominate form on Peninsular Malaya and Sumatra and are described as *B. b. homrai* Hodgson, 1832. This conforms with a cline of decreasing size from north to south (Deignan 1945).

Genus: *Anorrhinus* Reichenbach, 1849. (7, 8, 10, 21b, 29b.)

Species: *A. galeritus* (Temminck, 1831). (35, 36.)
Casque form: adult male and adult female, low ridge terminating midway along bill. Bill colour: adult male, black; adult female, black with broad yellow stripe along upper mandible and tip of lower mandible; juvenile, pale greeny-horn (Dunselman 1937, Madge 1969). Bare skin: smooth, circumorbital and extensive gular: adult male and adult female, blue with white area behind eye and on angles of jaw (Riley 1938) and black eyelids forming ring round eye (Frith & Douglas 1978); juvenile, dull pale yellow with pink ring round eye. Eye colour: adult male and adult female, red; juvenile, blue-grey. Leg colour: adult male, dark brown; adult female, blue-grey (Sharpe 1890); juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 11A, Sarawak, Alan Kemp): quiet wah wah wohawha rising and falling in volume, or alternating with wild strident squarking (Madge 1969), in which the notes are repeated rapidly (Fig. 11A). Display: none recorded.

Species: *A. tickelli* (Blyth, 1855). (21a.)
Casque form: adult male, low ridge terminating midway along bill; adult female, similar to adult male. Bill colour: adult male, yellowish-white (Poonswad et al. 1983); adult female, black; juvenile, ivory yellow with greenish wash at base especially on lower mandible (Frith & Douglas 1978). Bare skin: smooth, circumorbital with small gular patches just connecting under throat: adult male, blue; adult female and juvenile, pale pink with yellow wash below eye. Eye colour: adult male and adult female, brown (Tickell 1864); juvenile, grey. Leg colour: adult male, adult female and juvenile, black. Loudest call: (Fig. 11B, Thailand, Pilai Poonswad): loud plaintive scream whey-wheyo repeated (Tickell 1864). Display: none recorded.

Species: *A. austeni* Jerdon, 1872. (35.)
Casque form: adult male, low ridge terminating midway along bill; adult female, similar to adult male. Bill colour: adult male, adult female and juvenile, pale yellow. Bare skin: smooth, circumorbital with small gular patches just connecting under throat: adult male and adult

female, light blue; juvenile, yellowish. Eye colour: adult male and adult female, brown (Ali & Ripley 1970, Deignan 1945); juvenile, grey-brown. Leg colour: adult male and adult female, dull greenish-brown (Tickell 1890); juvenile, brown. Loudest call (no recording available): loud croaks, chuckles and squeaks (similar to *Anthracoceros albirostris* (Ali & Ripley 1970)). Display: none recorded.

This species is separated from *A. tickelli* primarily on the difference in bill colour of adult females, black in the latter but yellow, like the male in *A. austeni*. *A. austeni* also lacks white tips to the secondaries and tertials, the face and throat are white (not red-brown) and the breast and upperparts are lighter, less reddish, brown. There may also be differences in calls and softpart colours but these remain to be clarified.

Genus: *Penelopides* Reichenbach, 1849. (7—10, 20a, 36.)

The Philippine populations of *Penelopides* have usually been lumped into one species *P. panini*. However the marked differences in characters of plumage, sexual dimorphism, juvenile plumage, bill form and softpart colours, correlated with their fragmented insular distributions, suggest that several species are involved. Careful documentation of these differences in the field and their role in mate recognition are necessary to test the specific divisions suggested below.

Species: *P. mindorensis* Steere, 1890. (37 [facial skin].)

Differs from other *Penelopides* species in that there is no sexual dimorphism in plumage and juveniles resemble adults. Casque form: adult male and adult female, low ridge terminating midway along bill. Bill colour: adult male and adult female, black with yellow tip and yellow stripes across upper mandible; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and separate gular patches: adult male, white; adult female, dark blue; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, red-brown; adult female, light brown; juvenile, undescribed. Leg colour: adult male, dark brown; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Species: *P. exarhatus* (Temminck, 1823). (20a [grooved]), 21b, 27b.)

Subspecies: *P. e. exarhatus* (Temminck, 1823). 37 [bill].) Casque form: adult male, low ridge grooved along length and terminating abruptly almost at tip of bill; adult female, ridge merges into distal half of bill. Bill colour: adult male, pale yellow with dark brown casque and black patch at base of lower mandible; adult female, black patch at base of lower mandible less developed; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and small gular patches just connecting under throat: adult male, flesh-coloured; adult female, black with yellow stripe below eye; juvenile, pale yellow. Eye colour: adult male and adult female, red; juvenile, dark brown. Leg colour: adult male, black, adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 11C, Sulawezi, Derek Holmes): harsh quacking note, repeated rapidly. Display: none recorded.

Subspecies: *P. e. sanfordi* (Stresemann, 1932). (37 [bill].) Like *P. e. exarhatus* except that in adult males the black area at the base of the lower mandible is barred with yellow and the casque is a redder brown. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Species: *P. affinis* Tweeddale, 1877. (21b.)

Subspecies: *P. a. affinis* Tweeddale, 1877. (37 [bill].) Resembles *P. panini* in plumage and in juvenile females resembling adult males, but differs in bill form and softpart colours. Casque form: adult male and adult female, low ridge terminating midway along bill. Bill colour: adult male and adult female, horn-coloured with base of upper mandible black, casque and ridges across base of lower mandible dark brown; juvenile, grey-brown with greenish base to lower mandible. Bare skin: smooth, circumorbital and separate gular patches: adult male,

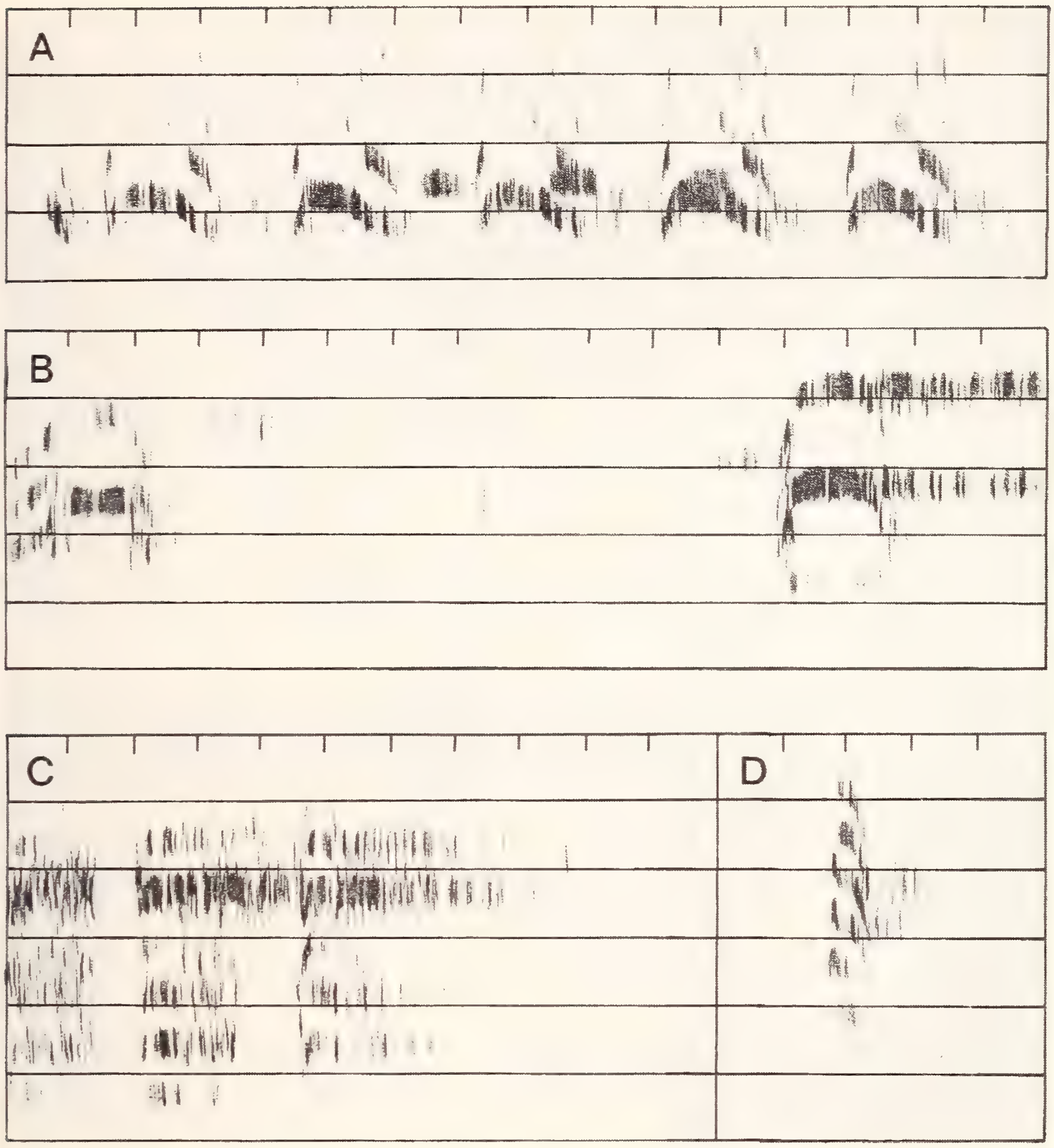


Fig. 11: Sonagrams of the loudest calls of *Anorrhinus* and *Penelopides* hornbill species. A — *A. galeritus*; B — *A. tickelli*; C — *P. exarhatus*; D — *P. manilloe*.

adult female and juvenile, white with blue wash especially circumorbitally. Eye colour: adult male, red; adult female, red-brown to orange; juvenile, brown to grey-brown. Leg colour: adult male and adult female, dark grey; juvenile, dark greenish-grey. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Subspecies: *P. a. samarensis* Steere, 1890. (19d, 37 [bill].) Plumage differs from *P. a. affinis* in uppertail coverts being pale rufous in adult males (not black in both sexes) and more extensive rufous area on rectrices. Form and softpart colours like *P. a. affinis*. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Subspecies: *P. a. basilanica* Steere, 1890. (19d, 37 [bill].) Plumage differs from *P. a. affinis* in virtual lack of black base to rectrices. Form and softpart colours like *P. a. affinis* except for bill colour: adult male and adult female, upper mandible and casque horn-coloured without black patch at base. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Species: *P. manilloe* (Boddaert, 1783). (—21 b, 36.)

Subspecies: *P. m. manilloe* (Boddaert, 1783). (—21 b, 36.) Plumage differs from *P. p. panini* in being browner above and whiter below, with only a narrow pale rufous band across rectrices. Juveniles show plumage of respective sex from fledging, juvenile females not with plumage like adult male as in *P. panini* (Lieras 1983). Casque form: adult male and adult female, low ridge terminating midway along bill. Bill colour: adult male and adult female, brown with horn-coloured casque and yellow ridges across upper and lower mandible; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and whole of throat: adult male, pink (Lieras 1983); adult female, circumorbital blue, gular pink edged blue; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, dark red; adult female, red-brown or orange (Lieras 1983); juvenile, brown. Leg colour: adult male, dark brown; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 11D, locality assumed to be Luzon, Ben King): loud short clear squeak (Frith & Douglas 1978, pers. obs.). Display: none recorded.

Subspecies: *P. m. subnigra* McGregor, 1910. (38.) Larger than *P. m. manilloe* with dark areas of plumage black with a metallic sheen (not dark brown) and pale area on tail broader. Form and softpart colours like *P. m. manilloe*. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Species: *P. panini* (Boddaert, 1783). (21 b, 37 [bill, facial skin].)

Subspecies: *P. p. panini* Reichenbach, 1849. (19 d.) Casque form: adult male and adult female, low ridge terminating midway along bill. Bill colour: adult male and adult female, red with yellow ridges across upper and lower mandibles; juvenile, olive-brown. Bare skin: smooth, circumorbital and gular patches just connecting under throat: adult male, flesh-coloured with throat black; adult female, pale blue; juvenile, white tinged blue. Eye colour: adult male, red-brown or brown; adult female, red; juvenile, brown. Leg colour: adult male, dark brown; adult female, undescribed; juvenile, dark greenish-grey. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Subspecies: *P. p. ticaensis* Hachisuka, 1930. (38.) Larger than *P. p. panini* with darker upper-tail coverts and rufous area in rectrices. Form and softpart colours like *P. p. panini*. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none described.

Genus: *Aceros* J. E. Gray, 1844. (9—12, 21 b.)

Subgenus: *Berenicornis* Bonaparte, 1850. (29 b, 31 b, 35, 37 [eye].)

Species: *A. comatus* (Raffles, 1822). (29 b, 31 b, 35, 37 [eye].)
Casque form: adult male, low ridge merging into middle of bill; adult female, only very slight ridge at base of bill. Bill colour: adult male and adult female, black with greenish-yellow base; juvenile, pale yellow. Bare skin: smooth, circumorbital and gular patches connecting across throat: adult male and adult female, matt blue; juvenile, grey with turquoise tinge (Frith & Douglas 1978). Eye colour: adult male and adult female, pale yellow; juvenile, greenish-yellow. Leg colour: adult male and adult female, black; juvenile, grey (Dunselman 1937). Loudest call (Fig. 12A, Sarawak, Alan Kemp): series of mellow hooting phrases repeated ho-ho ho-hoo-hoo . . ., slowly lowering in pitch. Display: tail slightly raised and lowered while calling (Frith & Douglas 1978), or rocked back and forth under body.

Subgenus: *Aceros* J. E. Gray, 1844. (19 d, 20 a, 25 a b, 26.)

Species: *A. nipalensis* (Hodgson, 1829). (31 b, 36, 39 c.)
Casque form: adult male and adult female, low ridge merging into basal half of bill. Bill colour: adult male and adult female, yellow with up to eight black stripes across base of upper mandible; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive inflatable

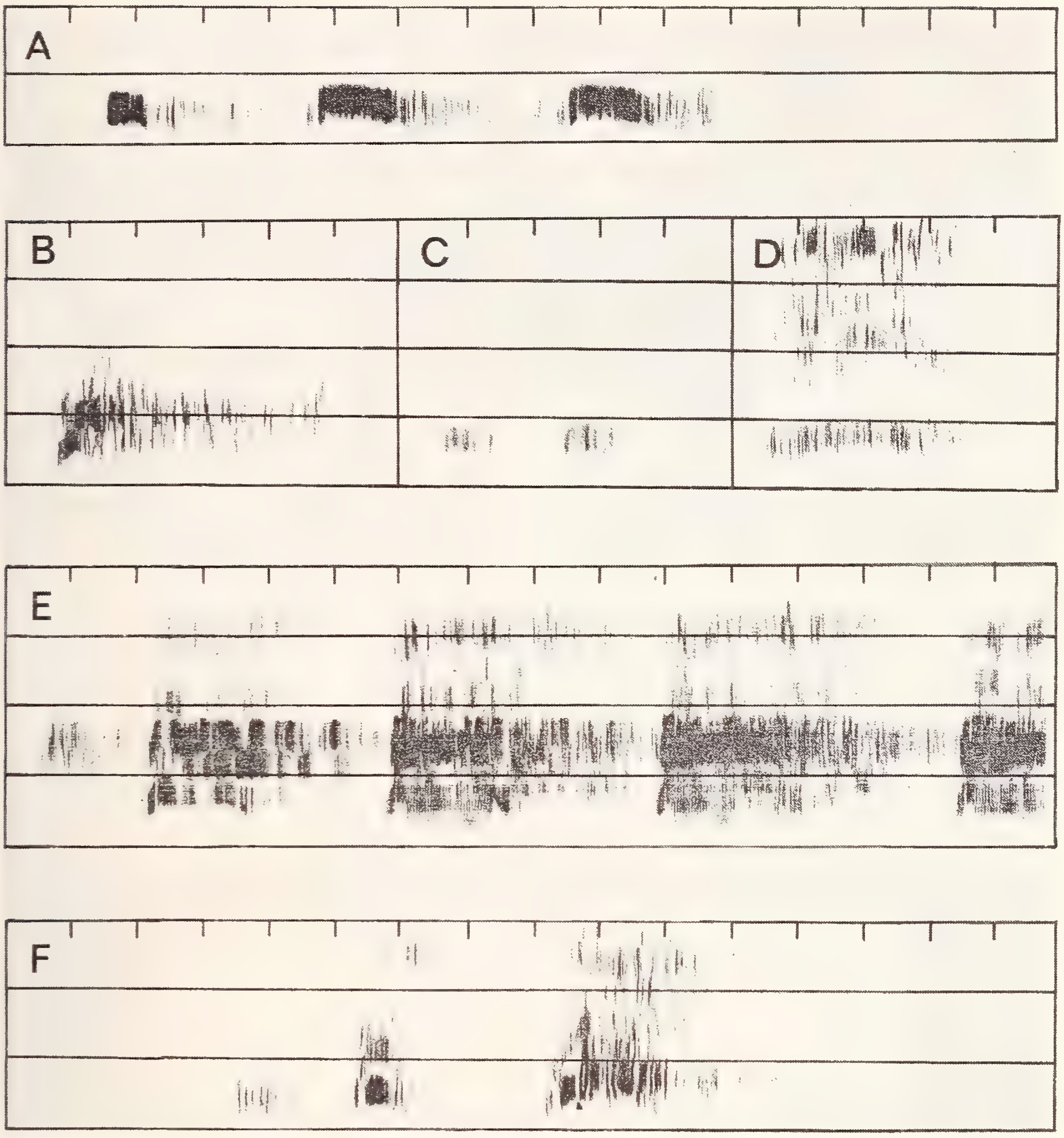


Fig. 12: Sonagrams of the loudest calls of *Aceros* hornbill species. A — *A. comatus*; B — *A. cassidix*; C — *A. corrugatus*; D — *A. waldeni*; E — *A. plicatus*; F — *A. undulatus*.

gular area: adult male, circumorbital pale blue, gular scarlet with blue flecks around perimeter; adult female, circumorbital duller blue than male, angle of jaw and across throat dark blue to deep violet, traversing scarlet gular with blue edge (Deignan 1945); juvenile, undescribed. Eye colour: adult male and adult female, red; juvenile, greenish-white. Leg colour: adult male, black, adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): loud croak (Deignan 1945), various loud roars, croaks, cackles and short bark, female at higher pitch than male (Ali & Ripley 1970). Display: head thrown back, red hair on end, gular skin inflated, bill erect and wide open, wings hanging loosely and quivering slightly, every now and then tail jerked up until almost touches head (Baker in Ali & Ripley 1970).

Species: *A. cassidix* (Temminck, 1823). (19d, 23, 28a [wrinkled], 37 [facial skin].)

Casque form: adult male, large helmet-like crest from above forehead to abrupt end a third of way along bill; adult female, similar to male but smaller. Bill colour: adult male and adult female, yellow with red-brown casque and orange-brown ridges on bases of both mandibles; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive gular area: adult male, circumorbital pale blue with dark blue eyelids, gular dark blue with broad black band through lower edge and pale blue-green below band; adult female, like adult male but apparently lacking black band across gular skin (van Bemmel & Voous 1951); juvenile, paler than adults. Eye colour: adult male, red to red-brown; adult female, brown to dark brown; juvenile, dark brown with yellow rim. Leg colour: adult male, black; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 12B, Sulawezi, Derek Holmes): single high gruff bark repeated. Display: none recorded.

The populations on the islands of Muna and Buton have been separated as the race *A. c. brevirostris* (van Bemmel & Voous 1951) based on their smaller size and shorter bill. They represent the south end of a cline that decreases in size from north to south across Sulawezi.

Species: *A. corrugatus* (Temminck, 1832) (28a [wrinkled], 37 [bill, throat].)

Casque form: adult male, high wrinkled crest above basal half of bill; adult female, high ridge above basal half of bill. Bill colour: adult male and adult female, yellow with reddish base, red casque and ridges across base of lower mandible, from application of red preen oil; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive inflated gular area: adult male, circumorbital blue, gular pale yellow; adult female, circumorbital and gular blue; juvenile, undescribed, Eye colour: adult male, red; adult female, grey-brown (Riley 1938); juvenile, yellow with brown tinge. Leg colour: adult male, black; adult female, greenish-grey (Riley 1938); juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 12C, Sarawak, Alan Kemp): double hooting notes repeated. Display: none recorded.

The populations of Sumatra and the Malay Peninsula have been described as the race *A. c. rugosus* (Begbie, 1834) since they are larger than the nominate form on Borneo.

Species: *A. waldeni* (Sharpe, 1877). (28a [wrinkled], 37 [bill], 39c.)

Casque form: adult male, high wrinkled crest above basal half of bill; adult female, high ridge above basal half of bill. Bill colour: adult male and adult female, red, including ridges across base of lower mandible; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive inflated gular area: adult male, yellow; adult female, circumorbital black and gular pale yellow; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, red; adult female, red to brown; juvenile, red-brown. Leg colour: adult male, black; adult female, undescribed; juvenile, yellowish-grey. Loudest call (Fig. 12D, locality assumed to be Luzon, Ben King): single mellow barks repeated. Display: none recorded.

Species: *A. leucocephalus* (Vieillot, 1816). (19e, 27c, 28a [wrinkled], 37 [bill].)

Plumage differs from *A. leucocephalus* in head and neck being white with dark brown crown and hindneck (not all red brown), and tail being all white with black tip (not with the basal half also black). There are also differences in softpart colours. Casque form: adult male, high wrinkled crest above basal half of bill; adult female, high ridge above basal half of bill. Bill colour: adult male, red; adult female, red but for dark brown ridges across base of lower mandible; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive inflated gular area: adult male and adult female, bright orange-red with yellow eyelids forming ring round eye; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male and adult female, dark brown to red; juvenile, red-brown. Leg colour: adult male and adult female, black; juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

Subgenus: *Rhyticeros* Reichenbach, 1849. (19d, 25a, 28a [wreathed].)

Species: *A. everetti* (Rothschild, 1897). (27b, 37 [bill].)

Casque form: adult male and adult female, low series of wreaths across base of bill. Bill colour: adult male and adult female, pale yellow with red-brown patch across centre of both mandibles; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive gular area: adult male, adult female and juvenile, circumorbital dark blue with pink eyelids forming ring round eye, gular pale blue with dark blue patch under throat. Eye colour: adult male and adult female, red-brown; juvenile, dark brown. Leg colour: adult male, adult female and juvenile, black. Loudest call (no recording available): harsh clucking notes repeated (Ernst Sutter in litt.). Display: none recorded.

Species: *A. narcondami* (Hume, 1873). (37 [eye].)

Casque form: adult male and adult female, low series of wreaths across base of bill. Bill colour: adult male and adult female, white with dark crimson base (Frith & Douglas 1978); juvenile, waxy yellow with base tinged red (Hussain 1984). Bare skin: smooth, circumorbital and extensive partly inflated gular area: adult male and adult female, circumorbital dark blue with red eyelids forming ring round eye, gular white with blue tinge; juvenile, similar to adult but paler. Eye colour: adult male, deep orange-brown with yellow inner rim; adult female, olive-brown with yellow inner rim; juvenile, pale grey in both sexes (Hussain 1984). Leg colour: adult male and adult female, black; juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): loud ka-ka-ka-ka (like cackle of fowl, Ali & Ripley 1970). Display: none recorded.

Species: *A plicatus* (J. R. Forster, 1781). (37 [bill].)

Casque form: adult male and adult female, low series of wreaths across base of bill. Bill colour: adult male and adult female, pale yellow with red-brown base, casque darker and browner; juvenile, undescribed. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive inflated gular area: adult male and adult female, circumorbital pale blue with flesh-coloured eyelids forming ring round eye (Gillard & LeCroy 1966), gular white with blue tinge; juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, red to red-brown; adult female, brown; juvenile, undescribed. Leg colour: adult male, black; adult female and juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 12E, Biri Island, Jared Diamond): loud raucous grunts (Coupe 1967), continuous honking in flight ka-ka (Gillard & LeCroy 1967). Display: none recorded.

The fragmented insular distribution of this single Australasian species is evident in the local variations that have been reported, mainly in size and intensity of rufous colouration of the head and neck in juveniles and adult males. Eye colour also appears to be variable, but the extent to which this is related to age, sex or local variation is unresolved. Colours of the bill and bare facial skin, and calls, appear to remain constant across the range of the species. The nominate race described above occurs on the islands of Ceram and Ambon. The race *A. p. ruficollis* (Vieillot, 1816), with the head and neck golden-brown in adult males, occurs on the islands of Morotai, Halmahera, Batjan, Kasiruta, Obi, New Guinea west of Humboldt Bay and the Digul River and adjacent islands of Misool, Salawati, Batanata, Gebe and Waigeo. It intergrades with *A. p. jungei* Mayr, 1937 which is larger than *A. p. ruficollis* and extends through eastern New Guinea and the adjacent islands of Japen and the d'Entrecasteaux Islands. *A. p. dampieri* Mayr, 1934, which is smaller than *A. p. ruficollis* with a lighter bill and the head and neck yellow-brown in adult males, occurs on New Hanover, New Ireland and New Britain in the Bismarck Archipelago. *A. p. harterti* Mayr, 1934, with the head and neck of adult males buff, occupies the western Solomon Islands of Buka, Bougainville, Fauro and Shortland. Finally, *A. p. mendanae* Hartert, 1924, which is smaller than *A. p. harterti* and has ridges on the base of the bill (Lint 1972), occurs on the southern Solomon Islands of Choiseul, Santa Isabel, Vangunu, Malaita, and Guadalcanal.

Species: *A. subruficollis* (Blyth, 1843). (37 [throat].)

Casque form: adult male and adult female, low series of wreaths across base of bill. Bill colour: pale yellow with red-brown base and narrow black base to lower mandible (Riley 1938), mandibles without ridges across base. Bare skin: smooth, circumorbital and extensive inflated gular area: adult male, circumorbital reddish-purple (Riley 1938), gular yellow; adult female, circumorbital undescribed, gular blue (possibly with black bar across centre, Riley

1938); juvenile, undescribed. Eye colour: adult male, red to red-orange; adult female, dark orange-brown (Riley 1938); juvenile, undescribed. Leg colour: adult male and adult female, black in front and dull grey behind (Riley 1938); juvenile, undescribed. Loudest call (no recording available): undescribed. Display: none recorded.

The descriptive details and distribution of this species are difficult to determine due to its early classification as a close relative or form of *A. plicatus* and its later inclusion as a form of *A. undulatus* (Sanft 1953, 1960). Elbel (1969, 1977) reported inconsistencies between the relationships of the Mallophaga and the proposed classifications of these hornbills, suggesting that *A. subruficollis* was a full species. Hussain (1984) also examined the radiation of the subgenus *Rhyticeros* when discussing the relationships of *A. narcondami*. The colouration of the gular skin suggests that *A. subruficollis* is most closely related to *A. undulatus* but is consistently distinguished by the unmarked yellow gular skin of adult males (there being an interrupted blue-black band across the gular skin in adult males and juveniles of both sexes of *A. undulatus*). Adult female *A. subruficollis* also often lack a dark blue band across the gular skin, which is always present in *A. undulatus*, but this is less obvious as the gular skin is also blue, although of a lighter tone. There is also a significant and consistent size difference between adults of *A. subruficollis* and the larger *A. undulatus* (Table 4) which supports their separation. Furthermore, all adult male and juvenile *A. subruficollis* have their heads coloured more rufous than those of *A. undulatus*.

Specimens which seem to be *A. subruficollis* (and which include those described as *A. u. ticehursti* (Deignan, 1941) have been collected from at least the following localities (original localities from labels in brackets): India (Magherita in upper Assam, American Museum of Natural History): Burma (Kyaikkami (Amherst), Lower Pegu, Ateran River, American Museum of Natural History; Three Pagodas Pass, Hans Bartels in litt.; Myawadi (Meeyawaddie) on the upper Thoungyeen (Thaungyin) River, Bingham 1879; Kadan Kyum (King Island) in the Mergui Archipelago, Anderson 1887; Telok Krang, Telok Besar and Letsok-aw Jyun (Domel Island), Riley 1938): Thailand (Petchaburi Province, Riley 1938; Karnchanaburi Province, Pilai Poonswad in litt.; Mai Lem River, reported as common in north, Riley 1938; D. C. Dickinson in litt. to David Wells identified a specimen from Ranong, Peninsular Thailand): Sumatra (Deli District around Medan, Boelse, American Museum of Natural History; Tebingtinga, Pematang Siantar on the road from Medan to Lake Toba, Hans Bartels in litt.). Riley (1938) also includes Borneo and the Malay States in the range of the species, but specimens checked so far from these regions have the band across the gular skin typical of *A. undulatus* (see also that species below). These records are sufficient to establish that *A. subruficollis* is sympatric with *A. undulatus* in several areas of the Asian mainland.

Species: *A. undulatus* (Shaw, 1811). (18, 20a, 37 [throat].)

Casque form: adult male and adult female, low series of wreaths across base of bill. Bill colour: adult male and adult female, pale yellow, more orange at base and including ridges

Table 4: Measurements of adult specimens of *Aceros subruficollis* and *A. undulatus*, with three or more wreaths on their casques, from the Asian mainland.

Species and sex	Measurements, (sample) mean (range), in mm		
Males	Bill length	Wing length	Tail length
subruficollis	(10) 169 (138–177)	(10) 419 (395–450)	(10) 247 (237–267)
undulatus	(27) 202 (180–225)	(25) 497 (472–527)	(25) 298 (270–333)
Females			
subruficollis	(9) 137 (131–143)	(9) 381 (363–400)	(9) 221 (190–266)
undulatus	(19) 162 (144–190)	(15) 454 (418–490)	(14) 267 (245–288)

across base of mandibles; juvenile, pale yellow to white (Bell & Brunning 1979). Bare skin: smooth, circumorbital and extensive inflated gular area: adult male, circumorbital red with pink eyelids, gular bright yellow with interrupted blue-black band across centre; adult female, circumorbital flesh-coloured and gular blue with interrupted blue-black band across centre; juvenile, like adult male with lighter band across throat. Eye colour: adult male, dark red with narrow yellow inner rim (Bartels & Bartels 1937); adult female, dark brown with narrow blue inner rim (Bartels & Bartels 1937), juvenile, pale blue (Frith & Douglas 1978, Bernstein 1861, pers. obs.). Leg colour: adult male and adult female, dark olive-grey (Deignan 1945); juvenile, undescribed. Loudest call (Fig. 12F, Sarawak, Alan Kemp): phrases of two, rarely three, short raucous grunts, the first softer, uttered in series of 3—4 phrases. Display: throat inflated, tail drooped, bill jerked skywards to vertical with each phrase and then lowered again (Ali & Ripley 1970, pers. obs.).

The Bornean population has been separated as the race *A. u. aequabilis* Sanft, 1960 on its smaller size and lesser development of ridges across the base of the mandibles. Form, softpart colours, calls and displays appear to be constant across the range of the species.

Genus: *Ceratogymna* Bonaparte, 1859. (7—12, 20b, 22, 29a, 33, 40.) (Species: *bucinator, fistulator, brevis, subcyclindricus, cylindricus, atrata, elata.*) Afrotropical genus.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 347—360	Bonn, November 1988

The timing of moult, morphology, and an assessment of the races of the Redwinged Starling

A. J. F. K. Craig

Abstract. An examination of wing-moult and the morphology of museum specimens of the Redwinged Starling has revealed clinal variation in wing- and tail-length in eastern Africa, but only two distinct groups with regard to the timing of wing-moult. Multivariate analysis suggests that only two subspecies should be recognised, *O. morio rueppellii* in Ethiopia and *O. m. morio* from Kenya to South Africa. Overlap and intergradation occurs in northern Kenya and adjacent areas. The west African birds are highly distinctive, and may represent a separate species.

Key words. Aves, Sturnidae, *Onychognathus morio*, morphology, moult, distribution, subspecies, Africa.

Introduction

The Redwinged Starling *Onychognathus morio* has an extensive range in Africa, from the Cape of Good Hope through the eastern highland areas of the continent to Ethiopia, with isolated populations in mountainous areas across West Africa (Fig. 1). Although it is originally a bird of montane habitats, breeding on rocky ledges, it has adapted to human settlement and now frequently nests on buildings. This has enabled it to extend its range into areas where no suitable natural habitat exists, as at Gaborone in Botswana (Beesley & Irving 1976).

In a previous study (Craig 1983) I examined southern African material (from the area south of the Zambesi River) and described the moult cycle in relation to the breeding season of this species. Subsequently I have been able to examine museum specimens from the full range of the species. Four races are generally recognised: *O. morio morio* from the Cape to Tanzania; *O. morio rueppellii* in Kenya, Uganda, southern Sudan and Ethiopia; *O. morio neumanni* in western Sudan, Mount Cameroon and Nigeria; and *O. morio modicus* in the Niger basin area of Mali and the Ivory Coast. Some workers restrict *O. morio morio* to South African birds, and use *O. morio shelleyi* for birds from Zimbabwe, Malawi and Tanzania (Clancey 1980, Irwin 1981). Both moult and morphology have been used in assessing the status of these races.

Methods

For all adult specimens I took the following standard measurements: wing-length (maximum chord), tail length, tarsal length and bill length (from the base of the skull). In addition I measured the depth and width of the bill at the anterior border of the nostril, using vernier calipers. All measurements were taken by me personally. I have examined all the available material in the British Museum (Natural History), the Field Museum of Natural History (Chicago), the United States National Museum (Washington), the American Museum of Natural History (New York) and the Royal Ontario Museum (Toronto). Additional material on loan from the Los Angeles County Museum, the Carnegie Museum (Pittsburgh), the

Peabody Museum (Yale University), the Museum of Comparative Zoology (Harvard University) and the Philadelphia Academy of Sciences was examined in Chicago and New York. I have also measured all specimens in Albany Museum (Grahamstown), Durban Natural History Museum, East London Museum, and the Natural History Museum of Zimbabwe (Bulawayo). All birds were checked for moult, which was scored for the primary feathers only on the 0—5 scale used previously (Craig 1983). Latitude was recorded as degrees south of 7 ° N rather than from the equator, since southern Ethiopian birds are morphologically variable (see below), whereas those to the north of this line form a relatively uniform group. It was also difficult to map the collecting localities of many Ethiopian specimens. The data were analysed using the BMDP statistical package.

Results

Moult

For southern African birds, the additional material from South Africa, Zimbabwe and Mozambique confirmed my earlier conclusions (Craig 1983). I have now seen 340 specimens from this region, of which 131 had wing moult. Of these 122 came from the months November—April.

East African birds were initially divided into two groups: "southern" from Malawi, Tanzania and Kenya south of the equator, and "northern" from Kenya north of the equator, Uganda, Sudan and Ethiopia. It was immediately apparent that the southern group showed the same moult timing as southern African birds. They are consequently combined in Table 1. In southern Africa no birds with wing-moult were recorded in June, July or August. Four specimens from Kenya, taken in the first week of June had the outermost two primary feathers growing. These clearly fit the pattern. However, a bird in the collection of the U. S. National Museum labelled Zomba (Malawi), July 1873, had just started wing-moult. This is the only exception found; it is of course possible that the date on the label is an error.

Table 1: Monthly distribution of birds with wing-moult for Redwinged Starlings south of the equator.

	Month												
	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	Total
No. birds	39	49	33	35	51	29	49	29	32	30	35	30	441
Birds moulting (% of total)	1	0	2	3	13	13	25	15	12	10	4	2	170

The northern group was heterogenous with regard to moult cycles, and thus I subdivided this group further on morphological characters. Birds from the Ethiopian highlands are long-tailed, with tail-length exceeding wing-length. However, many specimens from East Africa north of the equator appear to be morphologically intermediate between short-tailed and long-tailed birds, so that three groups were used: (1) long-tailed; tail > wing, (2) intermediate; wing < 5 mm longer than tail, (3) short-tailed; wing > 5 mm longer than tail. Since allowance had to be made for moulting birds, these categories are not always clear-cut. Table 2 shows the results.

It appears that there is some consistent pattern for group 1 birds, while groups 2 and 3 remain heterogenous. Examination of the moult scores for the individual cases

Table 2: Monthly distribution of birds with wing-moult for Redwinged Starlings north of the equator.

	Month												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
Group 1													
No. birds	9	5	5	4	2	3	3	0	5	10	14	8	63
No. in Moult	1	1	0	2	2	2	3	0	2	1	4	2	20
Group 2													
No. birds	7	3	4	0	5	2	4	4	2	9	7	3	50
No. in moult	6	2	2	0	5	2	3	0	0	4	4	0	28
Group 3													
No. birds	3	2	1	2	8	3	0	0	2	4	10	2	37
No. in moult	2	2	0	1	6	3	0	0	0	1	3	0	18

permits the following interpretation: Group 1 birds appear to start moulting in April—May; all records from September to December (with one exception) have moult scores exceeding 40, i. e. they have almost completed wing-moult. One bird from Yavello in southern Ethiopia is starting wing-moult in November. These birds are thus completing their moult at the time when most southern birds start wing-moult, and the timing appears to be six months out of phase. Groups 2 and 3 apparently include a mixture of birds following the southern moult schedule (November—April) and birds following the group 1 pattern. In several months moult scores range from birds just starting moult to those which have virtually completed their moult. There is no clear geographical pattern — birds collected at the same locality on the same day may show these contrasting modes of moult.

On the basis of moult cycles it appears that two groups can be distinguished: southern birds and Ethiopian birds, with the two patterns overlapping broadly in northern Kenya, Uganda, southern Sudan and southern Ethiopia.

The material for the western populations is not adequate to describe the moult season. Of 17 *O. morio neumanni*, six have wing-moult in March, April, July and August. There are no specimens from May or June. Similarly 6 of 21 *O. morio modicus* are moulting primaries in March, June and July. The moult scores are consistent with the suggestion that wing-moult may start as early as March and is completed by July or August.

Morphology

Specimens were assigned to eight geographical regions (Fig. 1): (1) South Africa, Lesotho, Swaziland and Botswana; (2) Zimbabwe and Mozambique south of the Zambesi River; (3) Zambia, Malawi and Mozambique north of the Zambesi River; (4) Tanzania and Kenya south of the equator; (5) Kenya north of the equator, Uganda and southeastern Sudan; (6) Ethiopia; (7) western Sudan, Cameroon and Nigeria; (8) Mali and Ivory Coast. Regional variations in morphology are summarised in Tables 3 and 4. The sexes are treated separately, since males are larger than females in all regions, for all the measurements taken. Females are readily distinguishable by their grey head, whereas the male has a glossy black head, matching the body plumage.

The Redwinged Starlings from the western Sudan (Jebel Marra) and West Africa (*O. morio neumanni* and *O. m. modicus*) share very distinctive feathering at the base of the culmen: the feathers are directed forward, so that they cover the nostrils. This pattern of feathering is typical of the Corvidae (Goodwin 1986), but amongst the African Sturnidae it is found only in two Ethiopian species, the Bristlecrowned Starling *Onychognathus salvadori* and the Whitebilled Starling *O. albirostris*. The feathering on the nostril of *O. morio neumanni* is illustrated in Sclater (1924), though he does not mention this feature.

Statistical analysis

Mean measurements for each region were compared using a oneway ANOVA programme (BMDP1V). The results are summarised in Table 5. The pattern is very con-

Table 3: Mean measurements of male Redwinged Starlings from different geographical regions, in mm ± 1 sd, with ranges shown below.

Region	Wing-length	Tail-length	Tarsus length	Bill length	Bill depth	Bill width	n
1	149.8±4.1	133.0±4.7	34.3±1.2	33.4±1.2	8.6±0.4	6.6±0.4	69
	142−159	120−143	30.6−36.8	30.0−36.5	7.8−9.8	6.0−8.4	
2	156.5±3.7	140.4±4.9	34.0±0.9	33.9±1.2	9.2±0.4	6.9±0.4	40
	148−164	127−149	32.0−36.1	32.0−37.4	8.4−10.0	6.1−7.6	
3	155.6±3.5	138.0±7.0	34.5±1.3	33.9±1.3	9.0±0.6	7.0±0.4	14
	152−163	124−150	32.0−36.4	32.3−36.0	8.2−10.3	6.2−7.6	
4	156.6±3.6	145.8±6.1	34.4±1.2	33.9±1.3	9.2±0.5	6.9±0.3	39
	147−164	133−163	31.7−36.9	30.6−36.0	8.3−10.4	6.3−7.6	
5	155.2±3.6	150.0±6.1	33.9±1.4	33.1±1.7	9.2±0.5	7.1±0.5	25
	148−162	134−164	30.5−36.3	30.0−37.1	8.3−10.6	6.3−8.2	
6	159.9±4.5	161.7±7.4	34.8±1.1	34.2±1.3	9.3±0.6	7.2±0.4	43
	153−169	146−177	32.0−36.7	31.9−37.3	8.3−10.7	6.4−7.8	
7	163.7±5.2	173.0±8.6	38.8±0.8	32.9±1.5	10.4±0.4	7.7±0.3	9
	155−171	159−189	37.2−39.8	29.3−34.3	9.9−11.0	7.3−8.4	
8	151.8±4.3	143.4±5.7	36.7±1.0	32.9±0.9	9.2±0.4	6.9±0.4	14
	146−160	134−155	35.2−38.3	31.6−34.4	8.6−9.9	6.4−7.4	

Table 4: Mean measurements of female Redwinged Starlings from different geographical regions, in mm ± 1 sd, with ranges shown below.

Region	Wing-length	Tail-length	Tarsus length	Bill length	Bill depth	Bill width	n
1	143.0±4.0	128.0±5.5	33.0±1.2	32.1±1.1	8.1±0.4	6.5±0.4	77
	134−153	109−139	30.6−36.0	28.7−34.1	7.3−9.2	5.7−8.0	
2	149.9±4.5	133.2±5.7	33.0±1.3	32.9±1.8	8.7±0.4	6.9±0.3	22
	142−159	118−142	30.0−34.6	30.1−36.8	8.0−9.5	6.5−7.5	
3	150.6±3.6	130.9±5.1	33.0±1.1	32.6±1.1	8.8±0.6	6.7±0.3	14
	144−158	120−138	31.2−35.2	30.5−34.0	7.8−10.0	6.2−7.4	
4	151.1±3.6	140.9±4.7	32.8±1.1	32.7±1.1	8.9±0.4	6.7±0.3	28
	144−157	132−150	30.3−34.8	30.9−35.2	8.1−9.6	6.1−7.2	
5	148.9±3.6	141.6±6.9	32.2±1.3	31.9±0.9	8.8±0.4	6.8±0.4	24
	143−156	125−153	30.3−35.0	30.0−33.4	7.9−9.5	6.1−7.5	
6	153.9±3.5	155.9±4.7	32.9±1.5	33.1±1.2	9.0±0.5	7.1±0.4	34
	147−160	147−165	29.7−35.8	31.2−35.5	7.8−10.0	6.2−8.1	
7	159.0±3.0	171.0±4.0	36.2±0.5	31.1±0.7	10.0±0.5	7.3±0.5	6
	156−164	167−177	35.8−37.3	30.3−31.9	9.4−10.8	6.5−8.0	
8	145.1±3.4	139.6±4.4	34.1±1.4	32.6±0.6	9.0±0.3	7.0±0.4	10
	141−151	134−145	32.6−36.5	31.2−33.5	8.7−9.6	6.4−7.5	

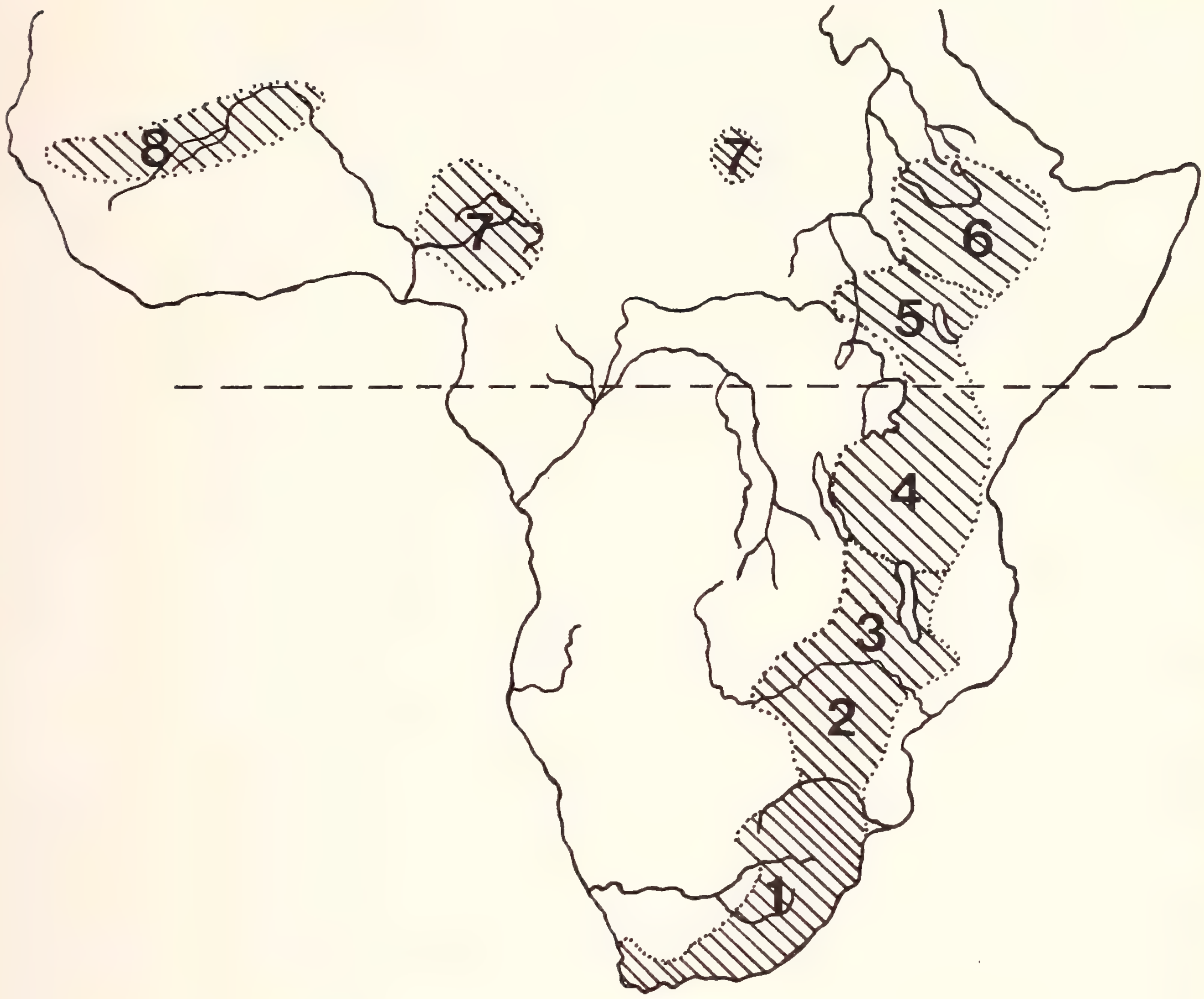


Fig. 1: The distribution of the Redwinged Starling in Africa. The numbers indicate the geographical regions to which specimens were assigned (see text).

sistent for both sexes. Zimbabwe and southern Mozambique birds do not differ significantly from Malawi and northern Mozambique birds in any measurements, and these groups differ from Tanzanian/southern Kenyan birds only in respect of tail-length. Tail-length is again the most consistent difference between these three groups and northern Kenya/Uganda/Sudan birds. South African specimens tend to be smaller in wing, tail and bill measurements, while Ethiopian birds are larger. West African birds (groups 7 and 8) are well differentiated from all other groups, and from each other.

The eastern populations are most clearly distinguished by wing- and tail-length, whereas tarsal length remains relatively constant. This suggests that the pattern of increasing wing- and tail-length may not represent an overall increase in body size. The correlation of these three measurements with latitude is shown in Table 6. Tarsal length is not strongly correlated with wing, tail or latitude. However, in both sexes wing-length and tail-length are very strongly correlated with latitude. Tail-length evidently changes more rapidly with latitude ($y = 157.12 — 0.67297x$) than does wing-length ($y = 159.14 — 0.20334x$). Unfortunately no comparative weight data are available.

Table 5: Pairwise comparison of mean measurements of Redwinged Starlings, listing those measurements which differed significantly ($p < 0.05$) in a one-way ANOVA. Males in lower left segment, females in upper right segment.

Regions	1		2		3		4		5		6		7		8	
1			wing	lbill	wing	—	wing	lbill	wing	—	wing	lbill	wing	lbill	—	—
			tail	dbill	—	dbill	tail	dbill	tail	dbill	tail	dbill	tail	dbill	tail	dbill
			—	wbill	—	wbill	—	wbill	tarsus	wbill	—	wbill	tarsus	wbill	tarsus	wbill
2	wing	—			—	—	—	—	—	lbill	wing	—	wing	lbill	wing	—
	tail	dbill			—	—	tail	—	tail	—	tail	dbill	tail	dbill	tail	—
	—	wbill			—	—	—	—	tarsus	—	—	wbill	tarsus	wbill	tarsus	—
3	wing	—	—	—			—	—	—	—	wing	—	wing	—	wing	—
	tail	dbill	—	—			tail	—	tail	—	tail	—	tail	dbill	tail	—
	—	wbill	—	—			—	—	—	—	—	wbill	tarsus	wbill	tarsus	—
4	wing	lbill	—	—	—	—			wing	lbill	wing	—	wing	—	wing	—
	tail	dbill	tail	—	tail	—			—	—	tail	—	tail	dbill	—	—
	—	wbill	—	—	—	—			—	—	—	wbill	tarsus	wbill	tarsus	—
5	wing	—	—	lbill	—	—	—	lbill			wing	lbill	wing	—	wing	—
	tail	dbill	tail	—	tail	—	tail	—			tail	—	tail	dbill	—	—
	—	wbill	—	—	—	—	—	—			—	wbill	tarsus	wbill	tarsus	—
6	wing	lbill	wing	—	wing	—	wing	—	wing	lbill			wing	lbill	wing	—
	tail	dbill	tail	—	tail	—	tail	—	tail	—			tail	dbill	tail	dbill
	—	wbill	tarsus	wbill	—	—	—	wbill	tarsus	—			tarsus	—	tarsus	—
7	wing	—	wing	lbill	wing	—	wing	lbill	wing	—	wing	lbill			wing	lbill
	tail	dbill	tail	dbill	tail	dbill	tail	dbill	tail	dbill	tail	dbill			tail	dbill
	tarsus	wbill	tarsus	wbill	tarsus	wbill	tarsus	wbill	tarsus	wbill	tarsus	wbill			tarsus	—
8	—	—	wing	lbill	wing	lbill	wing	lbill	wing	—	wing	lbill	wing	—		
	tail	dbill	—	—	tail	—	—	—	tail	—	tail	dbill	tail	—		
	tarsus	wbill	tarsus	—	tarsus	—	tarsus	—	tarsus	—	tarsus	wbill	tarsus	wbill		

Table 6: The correlation between latitude and wing-, tail- and tarsus length in Redwinged Starlings.

Correlation	Males r_{251}	Males P	Females r_{216}	Females P
latitude V tail	0.8139	<0.001	0.8172	<0.001
latitude V wing	0.5686	<0.001	0.6518	<0.001
latitude V tarsus	0.0862	0.172	0.1252	0.066
tarsus V tail	0.1457	0.020	0.0085	0.901
tarsus V wing	0.2188	<0.001	0.1261	0.062
wing V tail	0.7312	<0.001	0.7424	<0.001

The eastern populations have been separated into three races, *O. morio morio*, *O. m. shellyi*, and *O. m. rueppellii*. The data in Table 5 should support a division into three groups, but the latitudinal variation in the two most important distinguishing characters suggests that further analysis is required. Using the BMDP procedure means cluster analysis (programme BMDP KM), I produced clusters of the individual specimen records based on their measurements. Two different methods were used.

(1) the specimens were grouped into two clusters;

(2) the specimens were grouped into three clusters, with the midpoint of each cluster specified beforehand.

The three midpoints set were the mean values for the measurements of South African birds (cluster 1), Malawi birds (cluster 2), and Ethiopian birds (cluster 3). The results were then compared with the geographical areas from which the specimens had come.

Table 7: Cluster membership of Redwinged Starling specimens, using two clusters.

Source of specimens	Cluster 1 Males	Cluster 1 Females	Cluster 2 Males	Cluster 2 Females
South Africa	0	0	75	82
Zimbabwe	1	2	48	25
Malawi	1	1	16	14
Tanzania	11	16	33	14
N. Kenya	15	14	15	15
Ethiopia	42	39	5	1

With two clusters (Table 7), South African and Ethiopian birds are virtually completely separated. Almost all Zimbabwe, Malawi and Mozambique birds cluster with South African birds, as do most of the birds from Tanzania and southern Kenya. Northern Kenyan birds are split between the southern and Ethiopian groups. This conforms to the pattern shown by the moult of these populations. Three clusters again separate South African and Ethiopian birds, but Zimbabwe, Malawi and Mozambique birds are evenly split between the South African and intermediate clusters (Table 8). Tanzanian and Kenyan birds form a distinct intermediate category, with very little overlap with Ethiopian birds.

Table 8: Cluster membership of Redwinged Starling specimens using three clusters, corresponding to the races *O. m. morio*, *O. m. shelleyi* and *O. m. rueppellii*.

Source of specimens	Cluster 1		Cluster 2		Cluster 3	
	males	females	males	females	males	females
South Africa	70	67	5	15	0	0
Zimbabwe	23	10	26	17	0	0
Malawi	10	5	7	10	0	0
Tanzania	6	0	35	28	3	2
N. Kenya	2	3	24	19	4	4
Ethiopia	0	1	13	3	34	36

Stepwise discriminant function analysis (BMDP programme 7M) produced essentially similar results. A plot of the first two canonical variables (Fig. 2) shows that Ethiopian birds (region 1) are clearly separable from southern African birds (regions 1, 2 and 3), but the two groups are linked by east African birds (regions 4 and 5). This supports the grouping proposed on the basis of moult cycles.

Discussion

The moult data show that eastern Redwinged Starlings fall into two groups: those moulting during May to December, and those moulting between November and April. Birds with intermediate morphological characteristics from the "transitional zone" of northern Kenya, Uganda, Sudan and southern Ethiopia also fall into one or the other of these groups. It is striking that the timing of wing-moult should be consistent from the southern tip of Africa to north of the equator, and then switch abruptly to a cycle which is six months out of phase. This suggests that the moult cycles may be heritable in this species. Both Redbacked Shrikes *Lanius collurio* (Gwinner & Biebach 1977) and Garden Warblers *Sylvia borin* (Gwinner 1979) from different regions in Europe, held under constant environmental conditions, retained moult cycles characteristic of the geographical populations from which they were taken. Direct evidence of genetic determination of differences in the moult cycles of different subspecies has since been obtained for African and European populations of Stonechat *Saxicola torquata* (Gwinner & Neusser 1985). I suggest that the moult cycles of these Redwinged Starling populations constitute valid subspecific characters.

Of 30 breeding records for East Africa, 25 fall in the period October to March (Brown & Britton 1980). Thus moult-breeding overlap can be expected, as has been demonstrated in southern Africa (Craig 1983). In Ethiopia breeding has been reported in April (Friedmann 1937) and also in September—October (Urban & Brown 1971), so that here a post-breeding moult may be the rule. West African birds may also moult after breeding.

Even the limited range of morphological characters used here confirms the distinctiveness of the isolated West African populations. However, in the east, regional differences in morphology are not clearly indicative of subspecific divisions, and different techniques suggest different groupings of the populations. South African and Ethiopian birds are clearly at opposite poles, but the intervening populations intergrade to some degree.

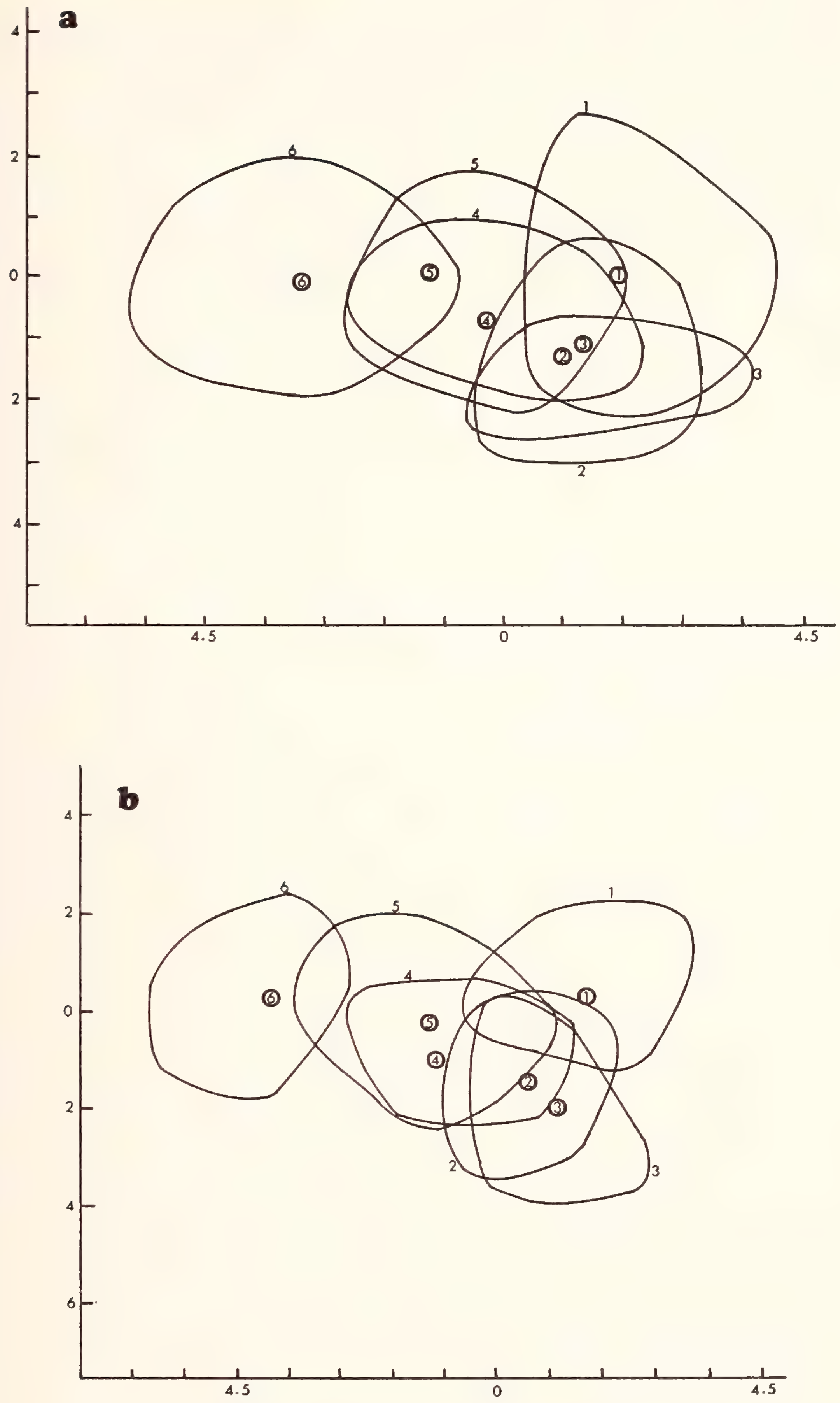


Fig. 2: Plots of the first two canonical variables for measurements of (a) male and (b) female Redwinged Starlings. West African birds are excluded; numbers correspond to the geographical regions (Fig. 1), circled numbers represent the midpoint of each cluster, and cluster boundaries are shown.

Thorpe (1976) is critical of the use of cluster analysis for the investigation of geographical variation, but concedes that the mathematical procedures make fewer assumptions concerning the nature of the data. However, ordination techniques as recommended by Thorpe (1976) support the two-cluster interpretation based on both morphology and moult.

The most obvious differences are in tail- and wing-length, and both characters show strong correlation with latitude. This appears to be the reverse of the trend known as Bergmann's Rule, according to which populations from the cooler regions (farthest from the equator) should be largest (Campbell & Lack 1985). The explanation may lie in the montane habitat of Redwinged Starlings. In South Africa the birds often occur at low altitudes, wherever suitable breeding sites are available. There is some indication that the largest birds in this region come from the Drakensberg Mountains, where they have been recorded at altitudes above 2500 m, but the available material is not adequate for any statistical comparisons. However, to the north the Redwinged Starling becomes primarily a bird of high mountains, notably on the Ethiopian plateau, which is where the largest individuals are found.

Clinal variation in bird morphology has been reported in many studies. James (1970) compared patterns of wing-length variation in 12 North American birds, including both passerines and non-passerines from woodland and open country. The different species showed concordant patterns, which could be correlated with climatic gradients. The Red Bishop *Euplectes orix* shows the opposite trend to the Redwinged Starling in eastern Africa, with the largest birds in the south-western Cape, and the smallest in Kenya (unpub. data). However, this is a bird of the lowlands and altitude may explain the difference. In the drier western part of southern Africa the counterpart of the Redwinged Starling is the Palewinged Starling *Onychognathus nabouroup*. This species also shows some variation in wing-length, with northern birds having shorter wings than southern birds (Craig, in press). Climatic conditions are very different, and the birds occupy a much narrower altitudinal range than Redwinged Starlings.

James (1983) demonstrated that environment influences morphology by exchanging clutches of Redwinged Blackbirds *Agelaius phoeniceus* between different populations in the field. Young birds showed morphological characters more like those of birds in the area in which they were reared. In a laboratory study, Boag (1987) has shown that different dietary regimes influence the adult size of Zebra Finches *Poephila guttata*; wing-length was significantly affected, but not tail-length. There may be some functional (adaptive) advantage in the changing proportions of wing- and tail-length in Redwinged Starlings, but environmental effects may be responsible for the observed differences. The present material is not suitable for investigating this question, since the analysis should be restricted to birds taken at their breeding areas (James 1970).

A review of the described subspecies

Onychognathus morio was described by Linnaeus in 1766, thus the original description gives few details and no measurements. The type locality is accepted as the Cape of Good Hope. Six further races have been described.

Onychognathus morio gracilirostris (Neumann) is known only from the type specimen, from "South Africa", with no precise locality given. Neumann (1903) gives the measurements as follows: wing 147—150 mm, tail 122—125 mm, bill length 24—26 mm, bill depth at base 6 mm, at middle 6.5 mm, width at centre of nostrils 5.5 mm. The plumage is described as less glossy than *O. m. morio;* this, together with the very small bill, strongly suggests that it is a juvenile or subadult bird. None of the material examined resembles these measurements and this race can be disregarded; all subsequent authors have treated it as a synonym of *O. morio morio.*

Onychognathus morio montanus Van Someren. I have examined the type specimen, from Mount Elgon, in the American Museum of Natural History. Van Someren (1919) described this race as similar to *O. m. rueppellii,* but with a much more slender bill. He gives the wing-length as 155—160 mm, bill length 33—34 mm, depth at nostrils 8 mm. Sclater (1924) gives the measurements of the type as wing-length 160 mm, tail-length 154 mm, bill length 34 mm. My measurements of the type specimen are: wing-length 158 mm, tail-length 154 mm, bill length 37.1 mm, bill depth 8.3 mm. Sclater (op. cit.) noted that other specimens from Mount Elgon in the British Museum were not referable to this race, which was apparently represented only by the type, collected above 9000 ft (2740 metres). Amadon (1956) also regarded the type as an unusual individual, and did not recognise this subspecies. Mount Elgon birds for the most part show a moult cycle characteristic of southern birds, but are morphologically intermediate between southern and Ethiopian birds. In my view, this is probably explained by interbreeding between the two populations in this region. Grant & Mackworth-Praed (1943) listed *O. morio montanus* as one of the races occurring in eastern Africa, but noted that they had not seen any specimens. I do not think that *O. morio montanus* warrants recognition.

O. morio rueppellii (Verreaux). This name has been applied to Ethiopian birds, although Verreaux (1856) gave no characters by which they could be distinguished from the nominate race. Sclater (1924) gives measurements which indicate that tail-length exceeds wing-length in this race, but Grant & Mackworth-Praed (1943) mention only that the bill is longer and heavier than in *O. morio morio,* with a more curved culmen. There is clearly a tendency for Ethiopian birds to be heavier-billed than southern populations (Tables 3 and 4). However, there is considerable individual variation in bill morphology. I suggest that the long tail and the different moult cycle serve to define this population as a subspecies distinct from the southern birds, with overlap and intergradation in northern Kenya, Uganda and Sudan. Hall & Moreau (1970) state that this race was formerly common in Eritrea, but has apparently been replaced by the Somali Chestnutwinged Starling *O. blythii.* I have seen only one specimen from Eritrea labelled *O. morio,* in the collection of the Los Angeles County Museum, and it proved to be *O. blythii.* These records should be re-examined.

O. morio shelleyi (Hartert) was a name proposed for those birds which were morphologically intermediate between *O. m. morio* and *O. m. rueppellii.* The type in the British Museum (BM89.3.6.18) is an undated male specimen (with wing-moult) from Ujiji in Tanzania: wing-length 157 mm, tail-length 137 mm, tarsus 35.2 mm, bill length 34.5 mm, bill depth 9.4 mm, bill width 7.6 mm. Hartert (1891) gave no description or measurements in his original use of this name, which is merely a footnote under *O. morio.* Grant & Mackworth-Praed (1943) made *shelleyi* a synonym of *ruep-*

pellii because of similar bill characters. Amadon (1956) wrote: "I am inclined to follow this arrangement, because it is impossible to mark off an intermediate race satisfactorily."; he then defined the range of nominate *morio* as Zimbabwe, southern Mozambique and South Africa, with all other eastern birds assigned to *rueppellii*. Clancey (1972) reported that birds from Zimbabwe were larger than those from South Africa, and assigned them to *O. m. shelleyi*. This name has since been used in the standard checklists of Benson & Benson (1977), Clancey (1980) and Irwin (1981). I have examined the specimens in Durban Museum and the National Museum, Bulawayo on which this decision was based. There is clinal variation in wing- and tail-length, and here another subspecific name serves no useful purpose (cf. Mayr 1969 p. 46). Clancey (1972) showed a clear gap in distribution between birds from southern Zimbabwe and birds in the northern Transvaal, with no specimens from the Limpopo valley region. However, Tarboton et al. (1987) give numerous records for the Limpopo valley, including a breeding record. There is evidently little geographical separation between South African and Zimbabwe birds.

O. morio neumanni (Alexander) was described as like *O. m. rueppellii*, but with a shorter and stouter bill, a longer tail, and green gloss on the wing coverts, secondary remiges and rectrices. Alexander (1908) gave the measurements as: wing 162 mm, tail 198 mm, bill 26 mm. However, my measurements of the type specimen (BM 1911.12.23.3731) are wing 155 mm, tail 159 mm, bill 34.3 mm. These can scarcely refer to the same individual, and the difference between wing-length and tail-length cited by Alexander (op. cit.) is much greater than in any specimens which I have examined.

O. morio modicus (Bates) is clearly allied to *neumanni*. Bates (1932) compared it to *neumanni* and *rueppellii*, and noted that the wing-length was similar in all three races, but the bill of *modicus* was less stout, and the tail proportionately much shorter. The range of measurements in Bates (op. cit.) includes both male and female birds: wing 150—163 mm, tail 137—150 mm, tarsus 35.5—38 mm, bill 28—31 mm. These are very close to the measurements which I obtained from the same skins (Tables 3 & 4). Amadon (1956) did not examine either *modicus* or *neumanni* personally.

The nest and eggs of *O. morio modicus* remain undescribed (Lynes 1924, Bannerman 1948, Mackworth-Praed & Grant 1973). Parelius (1967) describes the nest of *O. m. neumanni* as a simple cup of straw, and makes no mention of mud. However, it is not clear how closely the nest was examined. Both *O. morio morio* and *rueppellii* use mud in nest-building (Rowan 1955, Brown 1965), but this is not typical of all cliff-nesting members of the genus. *O. salvadorii* (Urban et al. 1970) and *O. tenuirostris* use mud, but not *O. albirostris* (Brown & Thorogood 1976), *O. nabouroup* (pers. obs.) nor *O. tristramii* (Hofshi et al. 1987).

Further study is required, but if *O. morio neumanni* and *modicus* do not use mud in nest construction, this would support recognition of a separate west African species *O. neumanni* Neumann's Redwinged Starling, with the races *O. n. neumanni* and *O. n. modicus*. For the present, I propose that the following populations warrant recognition as distinct races:

O. morio morio (Linnaeus) South Africa to Kenya & Uganda, intergrading with

O. morio rueppellii (Verreaux) Ethiopia, southern Sudan, northern Kenya and Uganda;

O. morio neumanni (Alexander) Cameroon, Nigeria and western Sudan;

O. morio modicus (Bates) Mali, Ivory Coast.

Acknowledgements

I am grateful to P. R. Colston and A. Vale at Tring (BMNH), R. W. James in Toronto (ROM), W. E. Lanyon in Chicago (FM), R. L. Zusi in Washington (USNM), M. Le Croy and R. W. Dickerman in New York (AMNH), H. D. Jackson in Bulawayo (NMZ), J. M. Mendelsohn in Durban (DNHM), and C. J. Vernon in East London (ELM) for their assistance while visiting these collections. Financial support was provided by the Council for Scientific and Industrial Research, the Southern African Ornithological Society, and Rhodes University. My wife Cheryl assisted in the preparation of the manuscript.

Zusammenfassung

Die Handschwingenmauser wurde an Bälgen des Rotflügelstars *Onychognathus morio* kontrolliert. Dabei wurden Flügel-, Schwanz-, Tarsus- und Schnabellänge und auch die Breite und Höhe des Schnabels bei den Nasenlöchern gemessen. Diese Maße wurden einer Multivariate-Analyse unterzogen. Vögel vom östlichen Afrika zeigen eine regelmäßige Zunahme in Schwanz- und Flügellänge vom Süden nach Norden, aber in Bezug auf den Zeitverlauf der Mauser lassen sich nur zwei Gruppen unterscheiden. Auch die Analyse der biometrischen Daten deutet auf eine Aufteilung in nur zwei Rassen: *Onychognathus morio morio* von Südafrika bis Kenya (Flügel länger als Schwanz, Mauser der Handschwingen von November bis April) und *O. m. rueppellii* in Äthiopien (Schwanz länger als Flügel, Mauser der Handschwingen April bis November). Im Überlappungsgebiet stehen Schwanz- und Flügellänge nicht immer im Einklang mit Unterschieden in der Zeit der Mauser, und solche Individuen sind vielleicht Mischlinge. Die isolierten westafrikanischen Populationen *O. m. modicus* und *neumanni* unterscheiden sich unter anderem durch die Kopfbefiederung und sollten vielleicht als eine selbständige Arte gelten.

References

Alexander, B. (1908): [Description of a new species of red-winged starling.]. — Bull. Brit. Orn. Club 23: 41—42.

Amadon, D. (1956): Remarks on the starlings, family Sturnidae. — Am. Mus. Novit. 1803: 1—41.

Bannerman, D. A. (1948): The birds of tropical West Africa. Vol. VI. — Oliver & Boyd, Edinburgh & London.

Bates, G. L. (1932): [Account of a journey to the French Niger and French Sudan.]. — Bull. Brit. Orn. Club 53: 5—12.

Beesley, J. S. S. & N. S. Irving (1976): The status of the birds of Gaborone and its surroundings. — Bots. Notes Records 8: 231—261.

Benson, C. W. & F. M. Benson (1977): The birds of Malaŵi. — Montfort Press, Limbe.

Boag, P. J. (1987): Effects of nestling diet on growth and adult size of Zebra Finches (*Poephila guttata*). — Auk 104: 155—166.

Brown, L. H. (1965): Redwinged starlings of Kenya. — Jl. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 25: 41—56.

— & P. L. Britton (1980): The breeding seasons of East African birds. — East Africa Natural History Society, Nairobi.

— & K. M. Thorogood (1976): Ecology and breeding habits of the White-billed Starling *Onychognathus albirostris* in Tigrai, Ethiopia. — Bull. Brit. Orn. Club 96: 60—64.

Campbell, B. & E. Lack (eds) (1985): A dictionary of birds. T. & A. D. Poyser, Calton.

Clancey, P. A. (1972): Miscellaneous taxonomic notes on African birds XXXIV. — Durban Mus. Novit. 9 (11): 145—162.

— (ed.) (1980): S. A. O. S. checklist of southern African birds. — Southern African Ornithological Society, Johannesburg.

Craig, A. (1983): The timing of breeding and wing-moult in four African Sturnidae. — Ibis 125: 346—352.

— (1988): The status of *Onychognathus nabouroup benguellensis* (Neumann). — Bull. Brit. Orn. Club (in press).

Friedmann, H. (1937): Birds Collected by the Childs Frick expedition to Ethiopia and Kenya Colony. — Bull. U. S. Nat. Mus. 153: 1—56.

Goodwin, D. (1986): Crows of the world. — British Museum (Natural History), London.

Grant, C. H. B. & C. W. Mackworth-Praed (1943): Notes on East African birds. — Bull. Brit. Orn. Club 63: 49—56.

Gwinner, E. (1979): Jugendentwicklung südfinnischer und süddeutscher Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) unter denselben Bedingungen. — Vogelwarte 30: 41—43.

— & H. Biebach (1977): Endogene Kontrolle der Mauser und der Zugdisposition bei südfinnischen Neuntötern (*Lanius collurio*). — Vogelwarte 29: 56—63.

— & V. Neusser (1985): Die Jugendmauser europäischer und afrikanischer Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata rubicula* und *axillaris*) sowie von F^1-Hybriden. — J. Orn. 126: 219—220.

Hall, B. P. & R. E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — British Museum (Natural History), London.

Hartert, E. (1891): Katalog der Vogelsammlung im Museum der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main. — Knauer, Frankfurt am Main.

Hofshi, H., M. Gersani & G. Katzir (1987): Urban nesting of Tristram's Grackles *Onychognathus tristramii* in Israel. — Ostrich 58: 156—159.

Irwin, M. P. S. (1981): The birds of Zimbabwe. — Quest, Salisbury.

James, F. C. (1970): Geographic size variation in birds and its relationship to climate. — Ecology 51: 365—390.

James, F. C. (1983): Environmental component of morphological differentiation in birds. — Science 221: 184—186.

Lynes, H. (1924): On the birds of north and central Darfur, with notes on the west-central Kordofan and north Nuba provinces of British Sudan. — Ibis 11th ser. 6: 648—719.

Mackworth-Praed, C. W. & C. H. B. Grant (1973): Birds of west central and western Africa. — Vol. II. Longmans, London.

Mayr, E. (1969): Principles of systematic zoology. — McGraw-Hill, New York.

Neumann, O. (1903): Neue afrikanische Species und Subspecies. — Orn. Mber. 11: 180—185.

Parelius, D. A. (1967): A nest of *Onychognathus morio neumanni* in the Ivory Coast. — Niger. Orn. Soc. Bull. 4 (13—14): 40.

Rowan, M. K. (1955): The breeding biology and behaviour of the Redwinged Starling *Onychognathus morio*. — Ibis 97: 663—705.

Sclater, W. L. (1924): Remarks on the races of the Red-winged Starling (*Onychognathus morio*). — Bull. Brit. Orn. Club 45: 5—7.

Tarboton, W. R., M. I. Kemp, & A. C. Kemp (1987): Birds of the Transvaal. — Transvaal Museum, Pretoria.

Thorpe, R. S. (1976): Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. — Biol. Rev. 51: 407—452.

Urban, E. K. & L. H. Brown (1971): A checklist of the birds of Ethiopia. — Addis Ababa: Haile Selassie I University Press.

—, —, C. E. Buer & G. D. Plage (1970): Four descriptions of nesting, previously undescribed, from Ethiopia. — Bull. Brit. Orn. Club 90: 162—164.

van Someren, V. G. L. (1919): [New birds from Uganda and British East Africa]. — Bull. Brit. Orn. Club 40: 52—58.

Verreaux, J. (1856): Oiseaux. — In: Chenu (ed.), Encyclopedie d'histoire naturelle. Vol. V. Gustave Havard, Paris.

A. J. F. K. Craig, Department of Zoology, Rhodes University, Grahamstown, 6140, South Africa.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 361—370	Bonn, November 1988

Zur Brutsituation des Weißstorchs, *Ciconia ciconia*, in Anatolien (Stand 1987)

Hans Kumerloeve

Abstract. Further data on the situation of the White Stork in Anatolia (1987). Following the two censuses in the years 1974 and 1977 a similar control in some Anatolian territories could be realized from 25th May to 25th June 1987 with the result of at least 392 hatched nests and nearly 1350/1400 further specimens within the neighbouring space of the used route (cf. figure). Most of them may have been hatching — in the counted nests or in such ones not to be seen — or were ready for hatching, but 4 groups of together about 500 White Storks, observed 20th July within the mountainous forest area of NNW Asia Minor may have been specimens without normal breeding possibilities or expelled by the growing trend to modernize the whole of Turkey as rapidly and completely as possible now. A much more effective protection of the whole natural environment will become necessary in order to stop definitively the diminution — and finally disappearing — of such a "prominent" bird like *Ciconia ciconia* in Turkey.

Key words. Aves, *Ciconia ciconia*, breeding census, Turkey, population decline.

Erwin Stresemann (damals Chef der Ornithologischen Abteilung des Berliner Museums für Naturkunde und „Leitfigur" der deutschen Vogelforschung) war es, der uns, d. h. Günther Niethammer und mich, 1933 veranlaßte, zur notwendigen Erweiterung der seit Jahrzehnten stockenden Kenntnis die Türkei bzw. Kleinasien zu bereisen. Am 20. März konnten wir beginnen, waren zunächst am Bosporus durch grandiosen Durchzug der Störche und Greifvögel über Wochen festgehalten und begannen anschließend in Ankara und weitem Umkreis (nordwärts bis zum Schwarzen Meer) mit Studien, die uns — von kurzer Unterbrechung im Hochsommer abgesehen — bis Spätherbst festhielten (Kumerloeve & G. Niethammer 1934/35). Bemerkenswert oft betrafen sie in der Landeshauptstadt selbst wie auch im inneranatolischen Hochland den „Beyaz Leylek", wie der Storch von den Türken genannt wird (auch nur „Leylek", da der Schwarzstorch wenig bekannt ist).

Museums- und Hochschuldienst in Dresden und Wien und ganz vornehmlich der Weltkrieg II mit seinen Folgen bewirkten, daß ich erst 20 Jahre später, nämlich 1953, diese Studien wieder aufnehmen konnte (zusammen mit meiner Frau Gertraude und dem Deutsch-Südwestafrikaner H. Mittendorf als technischem Assistenten): dank großzügiger Unterstützung durch C. Kosswig (damals Chef des Zoologischen Instituts der Universität Istanbul und beiläufig verdienstvoller Initiator des „Kuş Cenneti"/Vogelparadies als erstes türkisches Natur- und Vogelschutzgebiet überhaupt) und mit wirksamer Förderung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft. Wie das eigentliche Schutzgebiet wirkte auch die damals besonders storchenreiche Umgebung des Manyas Gölü (Manyas See) — im angrenzenden Dorf Sığırcı Köyü konnte man die zahlreich auf Häusern und Hütten brütenden Störche aus nächster Nähe betrachten — begeisternd auf den kompetenten Ichthyologen und Genetiker Kosswig: meine Bemühungen, möglichst den Gesamtbestand zu erfassen, fanden seine lebhafte Förderung und veranlaßten ihn später, vom Zoologischen Institut aus Umfragen versenden zu lassen, deren Ergebnisse 1966 von Frau Prof. Dr. Özban publiziert wurden. Ungefähr in diesem Zeitraum führte ich meine Studien, größtenteils mit Unterstützung von seiten der türkischen Regierung bzw. des Landwirtschafts/Forst-Ministeriums, in N-, NE-, E- und SE/SSE- sowie in Zentralanatolien durch, dabei nicht zuletzt auch weitere Aufschlüsse zur damaligen Storchverbreitung gewinnend (Kumerloeve 1964/69).

Nur wenig später, d. h. im Frühjahr 1969 startete Heckenroth, gestützt auf seine Erfahrungen von 1968 in NW-Griechenland, mit mehreren Begleitern zum ersten speziellen Storchzensus auf türkischem Gebiet im Umkreis des Großen Mäanders (Büyük Menderes) mit dem erstaunlichen Nachweis von 334 Brutpaaren (cf. Wüstenberg 1970). Und 1974 war es soweit, daß ich, begleitet von G. Baron v. Boeselager, den ersten allgemeinen, d. h. möglichst große Teile Anatoliens¹) einbeziehenden Zensus durchführen konnte (cf. Kumerloeve 1976, mit Übersicht der überprüften Fahrtstrecke von 17 600 km). 1977 folgte ihm, unter Mitbeteiligung von W. F. Morlok, ein 2. Zensus ähnlichen Ausmaßes in andere Teile Anatoliens. Nachgewiesen werden konnten 1974 rund 460 und 1977 etwa 570 bebrütete Storchnester, Zahlen, die, wie die Ergebnisse meines vorjährigen Storchzensus nahelegen, einer deutlichen Anhebung bedürfen.

Nicht zufällig, sondern um Vergleichsmöglichkeiten von „damals" mit der derzeitigen Situation zu gewinnen, hatte ich diesen dritten Storchzensus, gemeinsam mit G. Floß, erst nach 10 Jahren angetreten, d. h. nach einem Zeitraum, in welchem sich vieles in der Türkei sehr wesentlich geändert hat und zweifellos auch weiterhin ändern wird: für uns vornehmlich Probleme des Umweltschutzes, der Existenz von Fauna und Flora und insbesondere auch dieses eigenartigen Großvogels mit seinem altüberkommenen einzigartigen Verhältnis zum Menschen. Gewiß fehlt es auch derzeit nicht an erfreulichen Berichten, gewiß findet die ornithologische Forschung zunehmend tüchtige Vertreter und bemüht sich die „Doğal Hayatı Koruma Derneği" (Society for the Protection of Wildlife) erfolgreich um erhöhtes Verständnis, aber andererseits wirken die Folgen einer rapid vorangetriebenen Technisierung und sonstiger Modernisierung dem zunehmend entgegen. Übertreibungen, den „Bauplatz Türkei" betreffend, oder Ankündigungen auf Ministerebene wie „Die türkische Bodengestalt wird energisch umgeformt" sind ungeeignet, naheliegende Bedenken ausreichend zu zerstreuen. Natürlich wäre, um hierzu sich ein Urteil bilden zu können, eine längerfristige Überprüfung erforderlich gewesen, als dieser 3. Storchzensus von wenig über 4 Wochen (25. V.—25. VI. 1987) ergeben konnte. Gleichwohl lassen seine Resultate wesentliche Rückschlüsse zu.

Die auf rund 11 250 km reduzierte Fahrtstrecke ist, zum notwendigen Vergleich mit den beiden Reiserouten der 1970er Jahre, in Abb. 1 wiedergegeben: Zur Erleichterung dazu Abb. 2 mit türkischen Fluß- und Städtenamen. Auf zeitraubende Kontrollen in größeren Städten mußte meist verzichtet werden. Im Rahmen dieser Beschränkung wurden rund 740 Dörfer und mittlere Städte untersucht, natürlich mitsamt ihres Umfelds und aller sonstigen straßennahen bzw. nicht zu weit abseits gelegenen Landesteile: insgesamt mit dem Ergebnis von rund 392 Storchnestern, die in der Regel von einem der beiden Ehepartner besetzt bzw. bebrütet waren. Weitere rund 40 Brutplätze waren entweder verlassen oder mehr oder minder zerstört bzw. zerfallen, einige auch von Elstern und Krähen, in 1 Fall auch vom Adlerbussard (*Buteo rufinus*)

---

1) Auf Türkisch-Thrazien wurde, da für uns nur Durchfahrtsbereich, verzichtet.

besetzt. In Abb. 1 sind alle den Weißstorch betreffenden Brutnachweise markiert: um dabei eine Überfüllung durch Zahlen zu vermeiden, sind jeweils relativ nahe beieinander stehende Nester zahlenmäßig zusammengefaßt, am ehesten in relativ stark besiedelten Gebieten wie vornehmlich in WSW- und SW-Anatolien.

Versucht man unter diesem Aspekt die derzeitige Brutsituation vom Osten der Halbinsel her zu erfassen, ist man im wesentlichen auf den mittleren Bereich angewiesen: auf den Van Gölü (besonders dessen NE-Teil) bis etwa Ağrı und Erzurum sowie noch weiter zur Staatsgrenze hin, dazu südwärts bis in den nordmesopotamischen Raum zwischen Tigris und Euphrat und möglicherweise auch das so reizvolle südöstliche Hakkârı. Leider ließ sich mein Besuch von 1968 (cf. Kumerloeve 1969) nicht wiederholen, und nach NE hin begrenzten technische Einschränkungen (Mangel an Superbenzin) unsere Nachsuche. Auf Abb. 1 ist zu ersehen, wie uneinheitlich, meist spärlich, mancherorts eher gehäuft, die Storchenbesiedlung sein kann. Neben dem relativ großräumigen Keban-Stausee nebst ökologisch bedeutsamen Hazer Gölü — leider suchten wir hier vergeblich nach Nestern — werden sich hoffentlich die zahlreichen Bewässerungsprojekte (inclusive solchen für Kraftwerke), darunter der besonders gewichtige ATATÜRK-Stausee als zusätzlich hilfreich für die gefährdete Gewässerfauna und damit auch für den Weißstorch erweisen. Eine relativ bescheidene Bedeutung kommt in diesem Zusammenhang auch den beiden Küstengebieten zu: im Norden noch am ehesten den großen Flußmündungen (inclusive Hinterland) wie Kızılirmak und Yeşilirmak sowie wahrscheinlich auch Çoruh, im Süden vornehmlich Aksu und Göksu sowie bis vor wenigen Jahrzehnten der Ceyhan südwärts der leider storchleer gewordenen Großstadt Adana mitsamt der nahrungsreichen Cukurova-Ebene. Nicht Nahrungsmangel, sondern Stadt-Modernisierung und insbesondere Dacherneuerung mit Nestzerstörung erbrachte das Ende, obwohl da und dort — vielleicht zunehmend? — der Eindruck besteht, daß sich *Ciconia ciconia* auch an Eternit und sogar an Wellblech gewöhnen kann. Ein ziemlich schiefliegendes, bebrütetes Nest ausgerechnet auf dem Wellblechdach einer Moschee ist mir unvergeßlich geblieben.

Zahlreiche weitere Städte könnten in diesem Zusammenhang seit den 1960er und 1970er Jahren und insbesondere neuerdings genannt werden, nicht zuletzt die Landeshauptstadt Ankara selbst. Von den vielen, im Jahre 1933 als selbstverständlich angesehenen Nestern auf den verschiedensten Gebäuden (auch einigen Ministerien), auf sehr vielen Bäumen (insbesondere Pyramidenpappeln), auf Masten und antiken Säulen ist fast nichts mehr übriggeblieben: ausgenommen offenbar der eine Storch — oder möglicherweise ein Paar — auf der sogenannten Julianssäule im Zentrum von Ankara, die ich schon 1933 kennengelernt hatte. Von den vielen Nestern im Umkreis Ankaras war ebensowenig etwas übriggeblieben wie von den regelmäßigen Gästen (Störche, Milane, auch Adler, Krähen etc.) beim Schlachthof: hier wie auch bei zahlreichen anderen Städten bis in die frühen 1960er Jahre (cf. Kumerloeve & G. Niethammer 1934/35). Nur an der am Stadtrande inzwischen erbauten Brauerei waren noch einige Brutpaare, wenn auch in geminderter Anzahl, anzutreffen, desgleichen im benachbarten Staatsgut (Gazi Çiftlığı). Kaum weniger enttäuschend war es südlich der Hauptstadt am großen Tuz Gölü (Salzsee), bei dem Warncke (1970) noch in den meisten Ortschaften bebrütete Storchnester gefunden hatte: nur mehr wenig hiervon bzw. eher Flamingos als Störche wurden gesichtet.

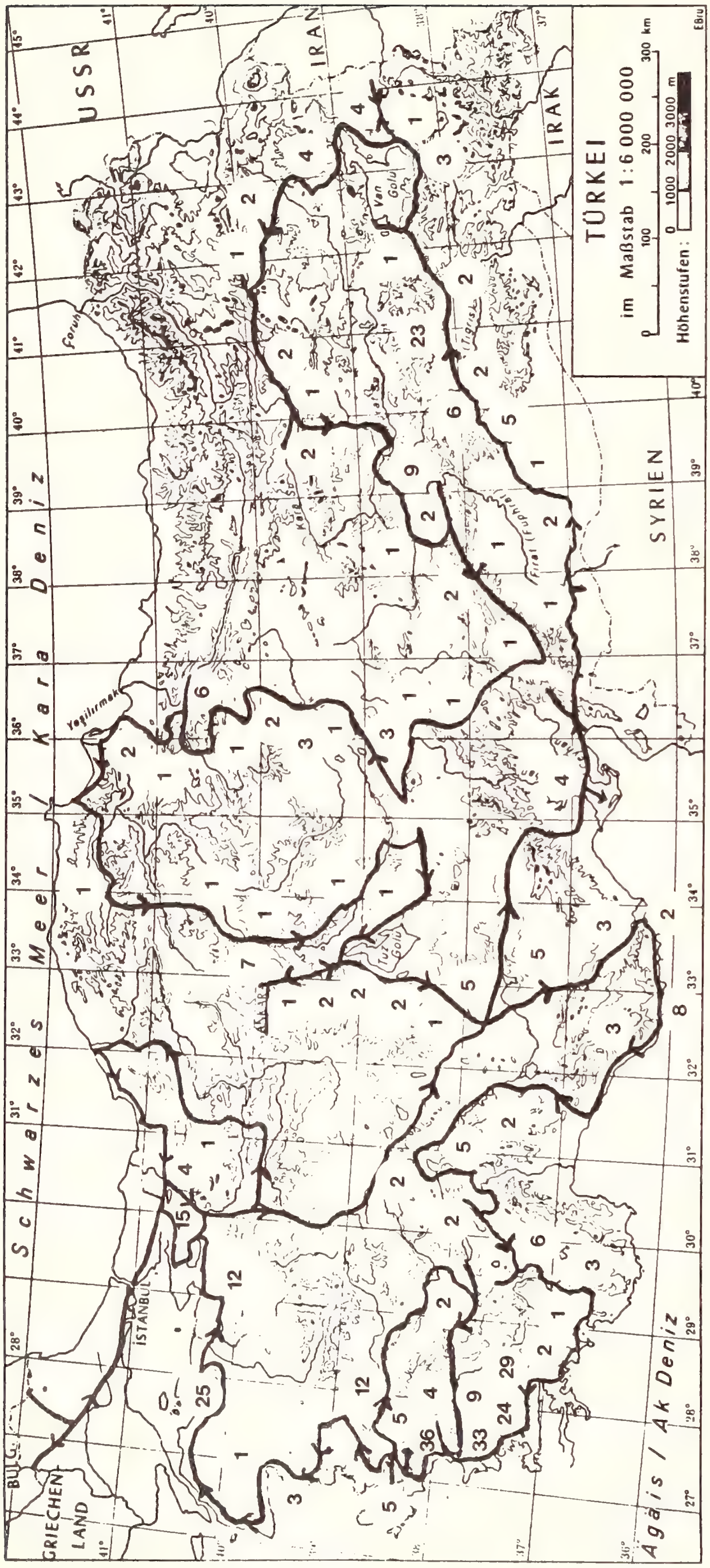

TÜRKEI
im Maßstab 1:6 000 000
0 100 200 300 km
Höhenstufen: 0 1000 2000 3000 m
Schwarzes Meer / Kara Deniz
Ägäis / Ak Deniz
USSR
IRAN
IRAK
SYRIEN
GRIECHENLAND
BULG.
ISTANBUL
Van Gölü
Tuz Gölü
Yeşilırmak
Çoruh
Dicle (Tigris)
Fırat (Euphrat)
EBru

Abb. 1: Übersicht der im Frühjahr 1987 nachgewiesenen Brutplätze von *Ciconia ciconia*, fallweise einzeln oder zu mehreren zusammengefaßt.

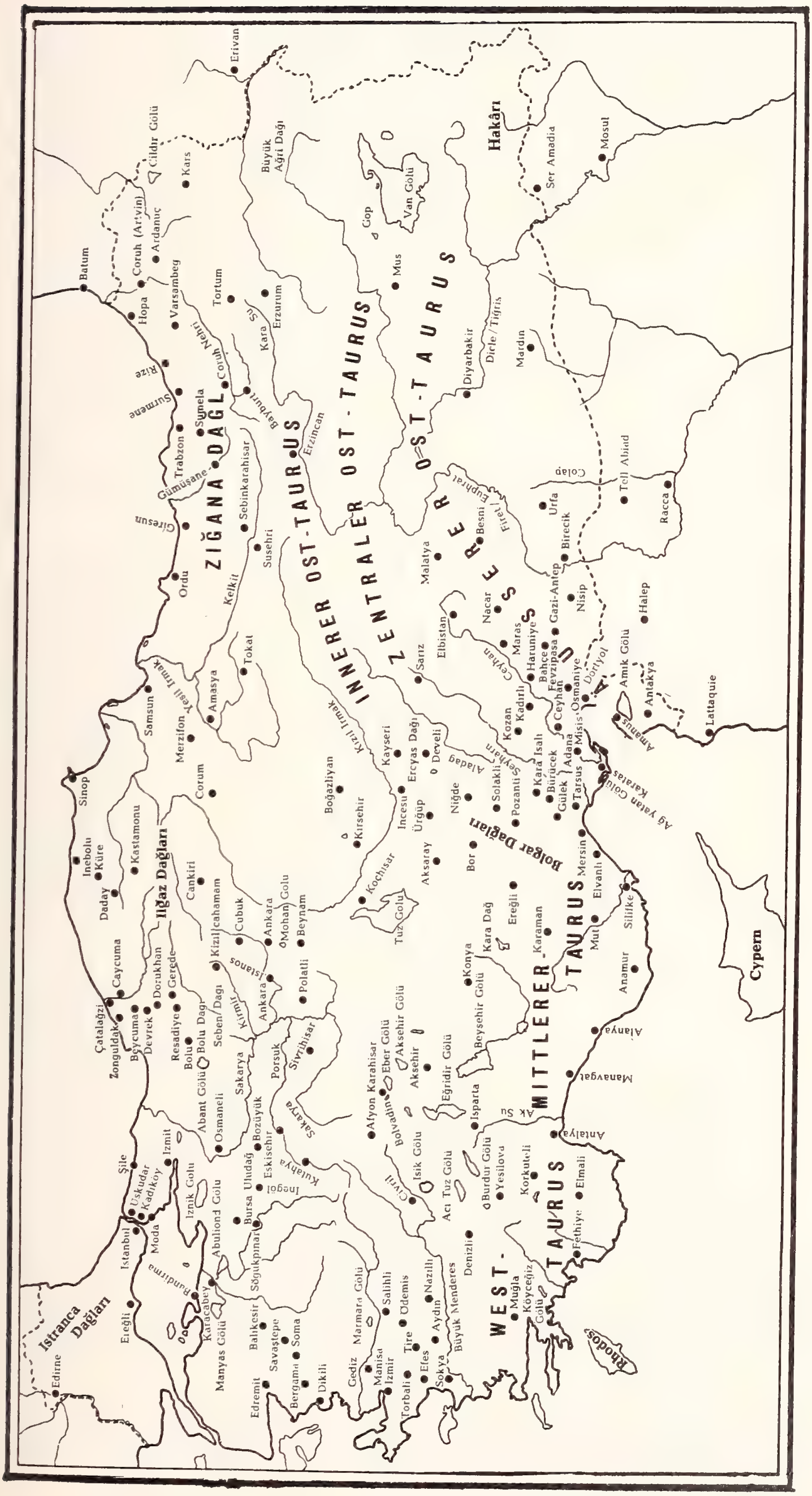

Istranca Dağları
Edirne
Ereğli
Istanbul
Şile
Üsküdar
Kadıköy
Moda
İzmit
Marmara
Çataltepe
Zonguldak
Beycuma
Devrek
Caycuma
Dorukhan
Gerede
Resadiye
Bolu
Bolu Dağı
Abant Gölü
Seben Dağı
Sakarya
Kirmir
Ankara
Kızılcahamam
Çubuk
Mohan Gölü
Beynam
Polatlı
Istanos
Ilgaz Dağları
Cankiri
Kastamonu
Daday
Inebolu
Küre
Sinop
Samsun
Merzifon
Corum
Amasya
Tokat
Yeşil Irmak
Ordu
Giresun
Trabzon
Gümüşane
Sümela
Sürmene
Rize
Hopa
Batum
Coruh (Artvin)
Ardanuç
Varsambeg
Çıldır Gölü
Kars
Erivan
Büyük Ağrı Dağı
Tortum
Erzurum
Kara Su
Coruh Nehri
Bayburt
Erzincan
Sebinkarahisar
Susehri
Kelkit
ZIĞANA DAĞL.
INNERER OST-TAURUS
ZENTRALER OST-TAURUS
ÄUSSERER OST-TAURUS
Mus
Gop
Van Gölü
Hakâri
Ser Amadia
Mosul
Diyarbakir
Dicle/Tigris
Mardin
Malatya
Besni
Firat
Euphrat
Çolap
Urfa
Tell Abiad
Racca
Birecik
Gazi-Antep
Nisip
Halep
Elbistan
Nacar
Maras
Haruniye
Bahçe
Fevzipaşa
Ceyhan
Osmaniye
Dörtyol
Amik Gölü
Antakya
Lattaquie
Amanus
Sarız
Kayseri
Ercyas Dağı
Develi
Incesu
Ürgüp
Boğazlıyan
Kırsehir
Kızıl Irmak
Kochisar
Tuz Gölü
Aksaray
Niğde
Bor
Solakli
Pozanti
Aladag
Seyhan
Kozan
Kadirli
Kara Isalı
Bürücek
Gülek
Adana
Misis
Tarsus
Mersin
Elvanlı
Bolgar Dağları
Ereğli
Karaman
Kara Dağ
Konya
Mut
Silifke
Anamur
Cypern
Ağ yatan Gölü
Karatas
Beysehir Gölü
Afyon Karahisar
Eber Gölü
Akşehir Gölü
Akşehir
Bolvadin
Eğridir Gölü
Isparta
Ak Su
Burdur Gölü
Yeşilova
Acı Tuz Gölü
Işık Gölü
Çivril
Korkuteli
Elmali
Antalya
Manavgat
Alanya
MITTLERER TAURUS
WEST-TAURUS
Fethiye
Köyceğiz Gölü
Muğla
Rhodos
Denizli
Nazilli
Aydın
Büyük Menderes
Sokya
Efes
Tire
Ödemis
Salihli
Torbalı
Izmir
Manisa
Gediz
Marmara Gölü
Dikili
Bergama
Soma
Savaştepe
Balıkesir
Edremit
Manyas Gölü
Karacabey
Bandırma
Söğükpınar
Abulıond Gölü
Bursa
Uludağ
Iznik Gölü
Inegöl
Eskisehir
Bozüyük
Osmaneli
Kutahya
Porsuk
Sivrihisar
Sakarya

Abb. 2: Karte von Kleinasien als Hilfe zur Orientierung in Abb. 1.

Und kaum besser ist die nunmehrige Situation auf der in früheren Jahren wiederholt besuchten inneranatolischen Seenplatte von Beyşehir Gölü, Eğridir Gölü, Burdur Gölü und Dazkiri Gölü, insgesamt eine Heimat für zahllose Tierarten, eine Nahrungsquelle für Tausende bzw. zur Zugzeit für Zehntausende von Wasservögeln, vormals mit zahlreichen Weißstorchnestern im Umkreis, nicht zuletzt ein Erholungsgebiet für den naturverbundenen Menschen: inzwischen fallweise zur Landgewinnung verkürzt, von Schnellstraßen umringt und modernisiert. 1965 notierte ich allein am N/NW-Ufer des Burdur Sees über 30 Brutpaare und rund 60 mehrheitlich juv. Störche; am 13. 6. 1987 sah ich hier nur 4 besetzte Nester neben etwa 40 Altvögeln beieinander, deren Situation unklar erschien. Ähnlich war es beim naturwissenschaftlich kaum weniger bedeutsamen Beyşehir See mit seiner Vogelinsel und weiteren reizvollen Eilanden (cf. Vauk 1973) sowie der anstehenden Stadt: 1964/65 war ich im Altstadtviertel auf mindestens 8—10 Brutpaare gekommen, 1965 konnte Dr. H. Lehmann nur 7 bestätigen, 1975 Dr. Reinig noch 2, und 1987 waren in der verjüngten Alt- bzw. Neustadt keine mehr nachweisbar. Gewiß ist an vergleichbaren Fällen weithin kein Mangel. Ähnliche Besorgnis dürfte z. B. dem Dazkiri-See mitsamt Umgebung gelten, zumal hier wie insbesondere beim Tuz Gölü eher Flamingos auffielen.

Weiter südwestlich bis zur Ägäis hin kommt auch heutzutage dem Raum Fethiye—Dalaman bis einschließlich des noch relativ wenig berührten und entsprechend stillen Köyçegiz Gölü eine besondere Bedeutung im Rahmen der derzeitigen Weißstorch-Verbreitung zu. Mindestens 35 bebrütete Nester konnten hier und weiter nach Muğla hin nachgewiesen werden, damit einen gewissen Kontakt mit dem einzigen realen Großbestand[2]) der Art zwischen Milas im Süden und — über den großen Mäander (cf. Heckenroth 1969) hinweg — dem Raum Izmir—Manisa—Salihli, d. h. bis etwa zum Gediz Nehri (Gediz-Fluß) im Norden gewinnend. Innerhalb dieses seiner antiken Tradition wegen besonders prominenten Gebietes konnten von Frau Boettcher (im April) und uns (Kumerloeve/Floß im Juni) insgesamt 116 Storchbruten bestätigt werden: davon 24 in Milas und Umgebung, 9 beim Bafa Gölü, 33 in Milet und zum Bafa See hin (im Mai 1970 hatte Clugston in Milet rund 30 Brutpaare gezählt: cf. Kumerloeve 1976: 205), 4 in/bei Söke, 36 in Selçuk und Umgebung, mindestens 5 in/bei Ödemiş und 5 weitere in Izmir. Besonders erfreulich die 10 besetzten Nester auf dem antiken Aquädukt innerhalb Selçuk: besonders bestaunt von zahlreichen Touristen (was dem Vogelschutz entsprechend förderlich ist). Weiter nördlich fiel — in einem im ganzen storcharmen Gelände — uns unerwartet das Dorf Vesıroğlu auf mit 10 besetzten Storchnestern: davon 3 auf Dächern, 4 auf Kiefern und 3 auf Betonmasten; hingegen war das Nachbardorf völlig leer! Im wesentlichen erst nahe den Meerengen bzw. ostwärts von Biga gelangten wir in den „traditionellen" Brutraum des Weißstorches: am bereits erwähnten Manyas Gölü mit im Umkreis mindestens 25 oder mehr Nestern, mit solchen beim Ulubat (Apolyont) Gölü und schließlich zum Iznik Gölü und Stadt Iznik (vormals das alte Nicaea) hin mit weiteren 14 und zum Sapanca Gölü mit 5 Bruten. Insbesondere in Izniks Zentrum gehören Weißstörche noch zum Straßenbild, — eine Tradition, die bei sehr vielen größeren und wohl allen Großstädten geschwunden ist.

---

[2]) Dankenswerterweise konnte ich hier einige Feststellungen von Frau W. Boettcher-Streim (Solothurn) im selben Gebiet, aber rund zwei Monate früher, einbeziehen. Gleiches gilt für einige Nachweise im Umkreis der ostanatolischen Stadt Diyarbakir durch Herrn Kollegen R. Şahin (Tigris-Universität).

Nur wenig vor Abschluß unserer Fahrt, d. h. im NNW-Bereich in Richtung Zonguldak fahrend (leider konnte der mir vertraute Yeniçağa Gölü nicht überprüft werden), erwartete uns noch eine ganz ungewöhnliche Feststellung: Im stark bewaldeten Bergland bei Nallihan die Umgebung des großen Kraftwerkes „Sariyer Powerplant" kontrollierend - mit 5 bebrüteten und 3 offenbar aufgegebenen Weißstorchnestern —, stießen wir am 20. Juni bei der Weiterfahrt in ausgesprochen schwierigem Gelände nach Mudurnu hin zu unserer besonderen Überraschung auf 4 große Storchtrupps (jeweils ungefähr 100, 120, 140 bis 150 Vögel), die jeweils eng beieinander standen, manche auch hockten oder beinahe lagen bzw. ruhten, von vereinzeltem Picken in den Waldboden abgesehen, sich kaum rührten und uns erstaunlich nahe herankommen ließen: bis sie schließlich, ohne sich dabei zu vereinigen, geradezu „widerwillig" abflogen, um sich kaum 100—250 m weiter „wie erschöpft" erneut niederzulassen. Selbst der Gewehrschuß eines plötzlich herankommenden Avcı (Jägers) blieb, von geringem Standortwechsel abgesehen, ohne Wirkung. Interessanterweise stand ganz am Rand des einen Trupps ein einzelner Schwarzstorch, der die kurzen Absetzbewegungen voll mitmachte. Nahezu 1 Stunde verbrachten wir in ihrer Nähe, ohne eine wesentliche Veränderung im Verhalten der Störche bemerkt zu haben; schließlich waren wir es, die weiterfahren mußten und die (rastenden? geschwächten? oder was sonst?) Vögel stehen bzw. lagern ließen. Niemals in Jahrzehnten vorher habe ich ein solches Verhalten, noch dazu während der Brutperiode, beobachten können. Waren es Störche, die ihre bisherigen Brutplätze verloren hatten?: vielleicht welche, die beim Abriß ganzer alter Stadtviertel im Rahmen vorangetriebener Erneuerung bzw. Anpassung an (West-)Europa heimatlos geworden waren und nunmehr so entkräftet, daß ihnen selbst das Fliegen schwerfiel? Oder waren es Frühbrüter — Jungstörche fehlten allerdings —, für die nun allmählicher Abflug akut schien? Selbstverständlich hätten die benachbarten Waldzonen daraufhin überprüft werden müssen, doch verbot sich das zufolge unseres Rückfahrt-Termins ab 24. 6. von Istanbul.

Ergänzend ist zu den voranstehenden Beobachtungen und Bemerkungen festzustellen: Kaum beim ersten Storchenzensus von 1974, aber allmählich beim zweiten im Jahre 1977 drängte sich mir der Eindruck auf, daß nicht selten im jeweiligen Gesichtsfeld mehr Störche in der freien Landschaft anzutreffen waren, als nach den festgestellten Brutplätzen bzw. Nestern zu erwarten waren. Mehr als evtl. Doppelbeobachtungen, die bei unserem (notwendigen!) Reisetempo wenig wahrscheinlich waren, irritierte mich damals das wechselvolle Ausmaß des jeweiligen Gesichtsfeldes im Zusammenhang mit der jeweiligen Bodenstruktur. Vergleichsweise waren damals (cf. Kumerloeve 1976: 191; 1979: 327) maximal bis 4 qkm angenommen worden: eine offensichtlich meist überhöhte Zahl, die je nach der Umlandstruktur mehr oder minder der Einschränkung bedarf (solange die beste Lösung, nämlich Ausstieg aus dem Wagen und Kontrollgänge hinter Baumgruppen, Wälder, Hügel und Höhen etc. untunlich ist). Um deshalb möglichst „alles" erfassen zu können, notierte ich im Mai/Juni 1987 von vornherein jeden im Umfeld bemerkten „Geländestorch": mit dem nicht überraschenden Resultat von nahezu 1300 Exemplaren, d. h. wesentlich mehr als nach der Anzahl der angetroffenen besetzten Storchnester zu erwarten waren. Wie naheliegend, waren diese Störche bevorzugt auf Feuchtland oder bei

Gewässern anzutreffen: weniger einzeln als zu mehreren bis 20 oder mehr, auch 30 oder 40 und einmal sogar rund 80 beieinander: zweifellos ein deutlicher Hinweis, daß noch mehr als nur rund 390/400 Brutpaare — zumal von jedem eine Hälfte ans Nest gebunden war — hier lebten. Da von den überraschend im abseitigen Bergwald angetroffenen rund 500 Exemplaren in diesem Zusammenhang abgesehen werden kann und ebenso fraglich ist, ob und gegebenenfalls mit wieviel wegen Überalterung bzw. Krankheit unverpaarten Störchen zu rechnen ist, verbleiben noch mindestens 400 oder mehr „Geländestörche", die als Brutvögel bzw. als die jeweiligen Ehepartner von in gleichvielen, aber leider unentdeckt gebliebenen Nestern angesehen werden müssen. Insgesamt kann damit im Bereich der rund 11 250 km betragenden Fahrtstrecke ein Mindestbestand von etwa 800 Brutpaaren angenommen werden. Vergleichbare künftige Bestandskontrollen, insbesondere auch durch türkische Ornithologen, sollten den vorliegenden Teilbetrag ehestens weiterführen.

Abschließend im Rückblick: Nur rund 50 Jahre früher standen in Anatolien weithin bis 100 oder Hunderte von Störchen — neben Geiern, Milanen, auch Adlern und Rabenvögeln — vor Schlachthöfen und erkämpften sich ihr Futter. Natürlich: tempi passati, die dem vom Menschen gesteuerten Fortschritt weichen mußten, so nachdrücklich und folgenschwer für Fauna und Flora, wie es dem Eigeninteresse des *Homo sapiens* als „selbstverständlich" scheint. Insofern stellt *Ciconia ciconia* (L., 1758) über alle wissenschaftliche Forschung und Problematik hinaus einen Testfall dar, wie weit der Mensch bereit und fähig ist, die gewiß uralt überkommene Koexistenz zu wahren, zweifellos eine schwierige Aufgabe auch insofern, als man in nicht wenigen Ländern damit eher gescheitert als vorangekommen ist. Insbesondere den türkischen Fachkollegen und Freunden wächst damit künftig eine große Aufgabe zu, die zu meistern ich ihnen aufrichtigst wünschen möchte.

Danksagung

Wie bisher gilt mein aufrichtiger Dank vornehmlich der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Sachbearbeiter Dr. H.-J. Bode), dazu den Herren der Türkischen Botschaft, dem Auswärtigen Amt und den Fachkollegen des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig. Herzlich dankbar bin ich zugleich Herrn Dipl.-Biol. Günter Floß, der sich als routinierter Fahrer und zuverlässiger Feldbeobachter bewährte. Und nicht weniger dankbar verbunden fühle ich mich den Kollegen und Freunden Prof. Dr. T. Baytop (Istanbul), Prof. Dr. S. Huş (Istanbul), Doz. Dr. R. Şahin (Diyarbakir), Prof. Dr. E. Schüz (Ludwigsburg) und Orm. Yük. Mühend. N. Turan (Ankara), dazu Frau W. Boettcher-Streim (Solothurn) sowie den Herren Dr. C. Ayvali (Ankara), Ing. A. Kezer (Nallihan) und Dr. F. Küçükay (München).

Zusammenfassung

Zur Brutsituation des Weißstorchs in Anatolien (Stand 1987). Ein gegenüber seinen beiden Vorgängern (1974, 1977) wesentlich verkürzter Zensus vom 25. Mai bis 25. Juni 1987 erbrachte auf einer durch sehr unterschiedliche Landesteile führenden Kontrollstrecke (Abb. 1) von rund 11 250 km den Nachweis von mindestens 392 bebrüteten Nestern sowie etwa 1350 bis 1400 im Umkreis angetroffenen Störchen (hier als „Geländestörche" bezeichnet). Bei rund 500 dieser letzteren — beisammen angetroffen im Bergwald NNW-Anatoliens — handelte es sich offenbar um brutgebietslose bzw. vertriebene Exemplare, die kaum einzuordnen sind; bei den verbleibenden etwa 800 bis 850 Störchen hingegen, von Ausfällen abgesehen, um brutbereite bzw. brütende Vögel. Insgesamt kann damit ein Brutbestand von mindestens 800 Storchpaaren angenommen werden. Verglichen mit der Situation in den 1960er und 1970er Jahren ist ein sehr bedeutender Rückgang des Gesamtbestandes unverkennbar. Verstärkte Schutzmaßnah-

men sind deshalb dringend notwendig, besonders auch im Hinblick auf die vom türkischen Bau- und Siedlungsminister kürzlich angekündigte „Energische Umformung der türkischen Bodengestalt” (Newspot Ankara 1987/48).

Özet

Anadoludaki beyaz leyleklerin kuluçlama durumları (1987 itibariyle). Öncekilere nazaran (1974, 1977) çok daha kısaltılmış bir şekilde, 25 Mayıs 25 Haziran 1987 tarihleri arasında yapılmış olan tesbit çalışmaları memleketin değişik kesimlerinden seçilmiş olan 11250 km uzunluğundaki kontrol yollarında 392 kuluçkalı yuvayla, takriben 1350 ile 1400 arasında leylek olduğunu göstermiştir (burda “gezgin leylek” olarak tanımlanan). Bahsi geçen ve kuzey batı anadolunun dağ kesiminde rastlananlardan 500 kadarının kuluçka yuvaları olmayan sürgün örnekler olduğu tesbit edilmiştir. Geri kalan 800 ila 850 kadarı ise hastalık v. s. gibi zaiyatlar hariç, kuluçkaya hazır veya kuluçka yapmakta dan beyaz leyleklerdendir. Şayet 1960 lı senelerle kıyaslanıcak olursa (yazar Kumerloeve’nin 1967 ve 1969 senelerinde İstanbul Üniversitesi Fen Fakültesi mecmualarındaki makalelerinden de anlaşılacağı gibi) — ki yazar 1933 yılında ilgili araştırmalara başlamıştı — bir miktar ve hatta önemli sayıda mevcutta gerileme görmemek mümkün değildir. Türk ve özellikle yabancı ornitologların gayretle yürütmüş oldukları kanunlara dayalı koruma çalışmaları desteğe layık görülmektedir, özellikle imar ve iskan bakanlığının bildirilerindeki “Türk toprak yapısının enerjik değişimi” çerçevesinde (Newspot Ankara 1987/48).

Schrifttumsverzeichnis

Bauer, K. M. & U. N. Glutz von Blotzheim (1966): *Ciconia ciconia* (Linné 1758) — Weißstorch. — In: G. Niethammer (Hrsg.): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 1: 388—415. — Frankfurt am Main.

Giray, S. (1987): [Die türkische Bodengestalt wird energisch umgeformt]. — Newspot (Ankara) Nr. 87/48: 4.

Kosswig, C. (1950): Manyas Gölün’deki Kuş Cenneti. — Biologi 1: 59—63.

— (1956): Das Vogelparadies am Manyassee in Westanatolien. — Kosmos 52: 495—499.

Kumerloeve, H. (1960): Beyaz leyleklerin, *Ciconia ciconia*, Türkiye’de yayılmaları. — Türk Biol. Derg. 10: 9—12.

— (1961): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. — Bonn. zool. Beitr. 12 (Sonderheft): 1—318.

— (1961): La Cigogne blanche, *Ciconia c. ciconia* L., en Anatolie, Syrie, Liban et Palestine. — Alauda 29: 25—29.

— (1966): Zu Brutverbreitung und Durchzug des Weißstorches, *C. ciconia* (L.) in Kleinasien. — Vogelwarte 23: 221—224.

— (1967): Neue Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Nordost- und Ost-Kleinasien. — Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuasi B 32: 79—213.

— (1969): Zur Avifauna des Van Gölü- und Hakkâri-Gebietes (E/SE-Kleinasien). — ibid. 34: 245—312.

— (1976): Unterlagen zum Brutbestand des Weißstorchs, *Ciconia ciconia* (L., 1758), in der Türkei (1974). — Bonn. zool. Beitr. 27: 172—217.

— (1977): Über die Südgrenze der Brutverbreitung des Weißstorchs, *Ciconia ciconia* (L., 1758) im Vorderen/Mittleren Orient. — ibid. 28: 292—298.

— (1979): Weitere Unterlagen über den Brutbestand des Weißstorches, *Ciconia ciconia* (L., 1758), in der Türkei. — ibid. 30: 313—334.

— & G. Niethammer (1934/35): Beiträge zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens (Paphlagonien und Galatien). — J. Orn. 82: 505—552; 83: 25—75.

Özban, N. (1966): Türkiye’de Beyaz leylek sayımı neticeleri. Resultate der Weißstorch-Zählung in der Türkei. — Türk Biol. Derg. 16: 19—24.

Requate, H., H. Heckenroth, C.-P. Herrn & R. Löhmer (unpubl.): Bericht über den Fahrtablauf einer von der DFG finanzierten Reise zur Erkundung des Storchenzuges in Kleinasien vom 26. 7. bis 5. 9. 1965.

Schüz, E. (1957): Vogelkunde am Manyas See. — Vogelwarte 19: 41—44.
— (1977): Changes in the status of the White Stork. — Interim Report on the 3rd Internat. Survey 1974.
— (1978): Rettet den Weißstorch! — Natur u. Mensch 20: 213—224.
— (1980): Status und Veränderung des Weißstorchbestandes. — Naturwiss. Rundschau 33: 102—105.
Vauk, G. (1973): Ergebnisse einer ornithologischen Arbeitsreise an den Beyşehir-Gölü (SW-Anatolien) im April/Mai 1964. — Beitr. Vogelkde. 19: 225—260.
Warncke, K. (1970): Beitrag zur Vogelwelt des zentralanatolischen Beckens. — Vogelwelt 91: 176—184.
Wüstenberg, K. (1970): Der Zug der Weißstörche. — Kosmos 66: 212—215.

Dr. H. Kumerloeve, Hubert-Reissner-Str. 7, D-8032 München-Gräfelfing.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 371—379	Bonn, November 1988

Vipera lebetina transmediterranea, a new subspecies of viper from North Africa, with remarks on the taxonomy of *Vipera lebetina* and *Vipera mauritanica* (Reptilia: Viperidae)

Göran Nilson & Claes Andrén

Abstract. A new subspecies, *Vipera lebetina transmediterranea* ssp. n. from North Africa, is described. Five specimens from different museum collections originate from Algiers and Tunis. This new taxon differs from the sympatric *V. mauritanica* in number of dorsal scale rows and other scalation characteristics, as well as in colour pattern. A combination of scalation characteristics also separates it from the Asian subspecies of *V. lebetina*. From *Vipera schweizeri* it differs in the number of dorsal scale rows.

Key words. Reptilia, Squamata, Viperidae, *Vipera lebetina transmediterranea* ssp. n., *Vipera mauritanica*, *Vipera schweizeri*, North Africa.

Vipera lebetina has during the last few decades been divided into several subspecies in its rather extensive range. Some of these have proved good taxa while others have disappeared into synonymy. The main distribution of *lebetina* s. l. is found in Asia, a region to which also most of the different subspecies' names are connected. One form, *schweizeri*, is endemic to Europe (Milos and adjacent islands in the Greek Cyclades) while two subspecies, *mauritanica* and *deserti*, are restricted to northwest Africa. The rest, which include nominal taxa as *lebetina*, *obtusa*, *turanica*, *euphratica*, *peilei*, occur in western Asia. Different authors argue variously over the validity of these subspecies and e. g. Joger (1984) only accepts *lebetina* and *obtusa* of the Asian subspecies. On the other hand the north African taxa, *mauritanica* and *deserti*, are considered to be two subspecies of a separate species, *Vipera mauritanica* (Kramer & Schnurrenberger, 1959, 1963). *Vipera mauritanica* differs morphologically from the Asian populations of *lebetina*, and this partition of *lebetina* s. l. is acceptable from a phenetic point of view. Moreover, the European taxon, *schweizeri*, is with only 23 midbody scale rows, a morphological extreme in an opposite direction and merits species' status on the same grounds as *mauritanica*. Osteologically *schweizeri* is also very different from Asian subspecies of *V. lebetina* (Szyndlar, pers. inf.), and by being much smaller than other *lebetina* taxa also reproductively isolated in a similar way as *Vipera* (*latasti*) *monticola* is from other *V. latasti* taxa (Beerli et al. 1986). Thus from a phenetic point of view, *lebetina* s. l. could be divided into three species, *Vipera schweizeri*, *Viperas lebetina* s. str. and *Vipera mauritanica*, restricted to Europe, Asia and Africa respectively. Further the various Asiatic populations of *V. lebetina* show both clinal and local variation in external morphology (MS in prep) which motivates reevaluation of the systematic division of this species.

Many authors (e. g. Bons & Girot, 1962; Klemmer, 1963, 1968; Rage, 1976, 1984; Harding & Welch, 1980; Welch, 1982; Bruno, 1985) continue to treat *mauritanica* as a subspecies of *V. lebetina*. Some North-African specimens actually resemble typical *lebetina*, as was mentioned and illustrated by Wittman (1954), and the pattern of *lebetina* s. str. restricted to Asia, has been disturbed by the appearance of African vipers very similar to the Cypriotic *V. l. lebetina* in external morphology. In fact, when Anderson (1892) described his *deserti* he compared it exclusively with various *lebetina* specimens, but not with *mauritanica*. The two African specimens he used for comparison were from Algiers (Anderson, 1892, tab. p. 21). They are typical *lebetina* and very different in appearance from *m. mauritanica*. During the revisionary work of the large Oriental vipers, the "*Vipera lebetina* complex", it has become necessary to make consecutive taxonomic descriptions of populations that do not fit in with the current taxonomic pattern. The two specimens that Anderson used belong to such a taxon similar to *lebetina* and are here included as syntypes in the description of a new subspecies.

This new taxon has been associated for some time with Algeria and Tunisia where it may be sympatric with *m. mauritanica* and/or *m. deserti* (Nilson & Andrén, 1986). The exact distribution is not clear. The five specimens available in museum collections are all labelled "Algeria" (Algieria) or "Tunis" only. Sochurek (1956) photographed both typical *V. m. mauritanica* and what seems to be an adult specimen of this new subspecies of *V. lebetina* from west Algeria. The exact locality for this last specimen was "Tal bei Misserghin" and "Djebel Murdjadjo bei Oran" which is a region from where also typical *mauritanica* are known (e. g. Domergue, 1901).

This new subspecies is morphologically similar to Asian subspecies of *lebetina* and shows clear morphological distinction from North African *mauritanica*. As no intermediate specimens between *mauritanica* and this new taxon occur whatsoever in any museum collection, we consider it to be a separate species in relation to *Vipera mauritanica*, but due to similarities with *lebetina* as a north African subspecies of the latter.

Vipera lebetina transmediterranea ssp. n.

Holotype: USNM 6210, male from Algiers, (don. Paris Museum).
Paratypes: BM 1946.1.18.28, male from Algiers, leg. Parzudaki; BM 61.5.21.51, female from Algiers; ZMK R. 68140, male from Algier, 21.11. 1848, leg. Kammerherr Falbe; NMW 25229, juvenile specimen from Tunis, 1913, leg. Weidholz, Fig. 1.

Diagnosis and definition: A subspecies of *Vipera lebetina* that is geographically separated from other subspecies by the Mediterranean Sea, and which can be characterized as a typical *lebetina* form having light ground colour with a pattern consisting of 34—41 transverse bars. Midbody scale rows 25 in number and the number of ventrals is between 150 and 164 in females; between 154 and 163 in males.

This new subspecies differs from other taxa of the *lebetina* complex s. l. (except for *l. lebetina* and *V. schweizeri*, Table 1), in having a low ventral number. The mean values for different scalation characteristics indicate a higher fragmentation of head scales in this new taxon compared with other subspecies of *lebetina* as well as with *V. schweizeri* and *V. mauritanica* (see Table 2). The mean value for the number of loreals, interoculars and 1st and 2nd circumoculars is higher than in any of the compared taxa. It is most similar to the nominate subspecies, *Vipera l. lebetina* from Cyprus, from which, however, it differs in having a higher ventral count (150 to 164 in female, and 154 to 163 in male *transmediterranea*; 146 to 153 in female, and 147

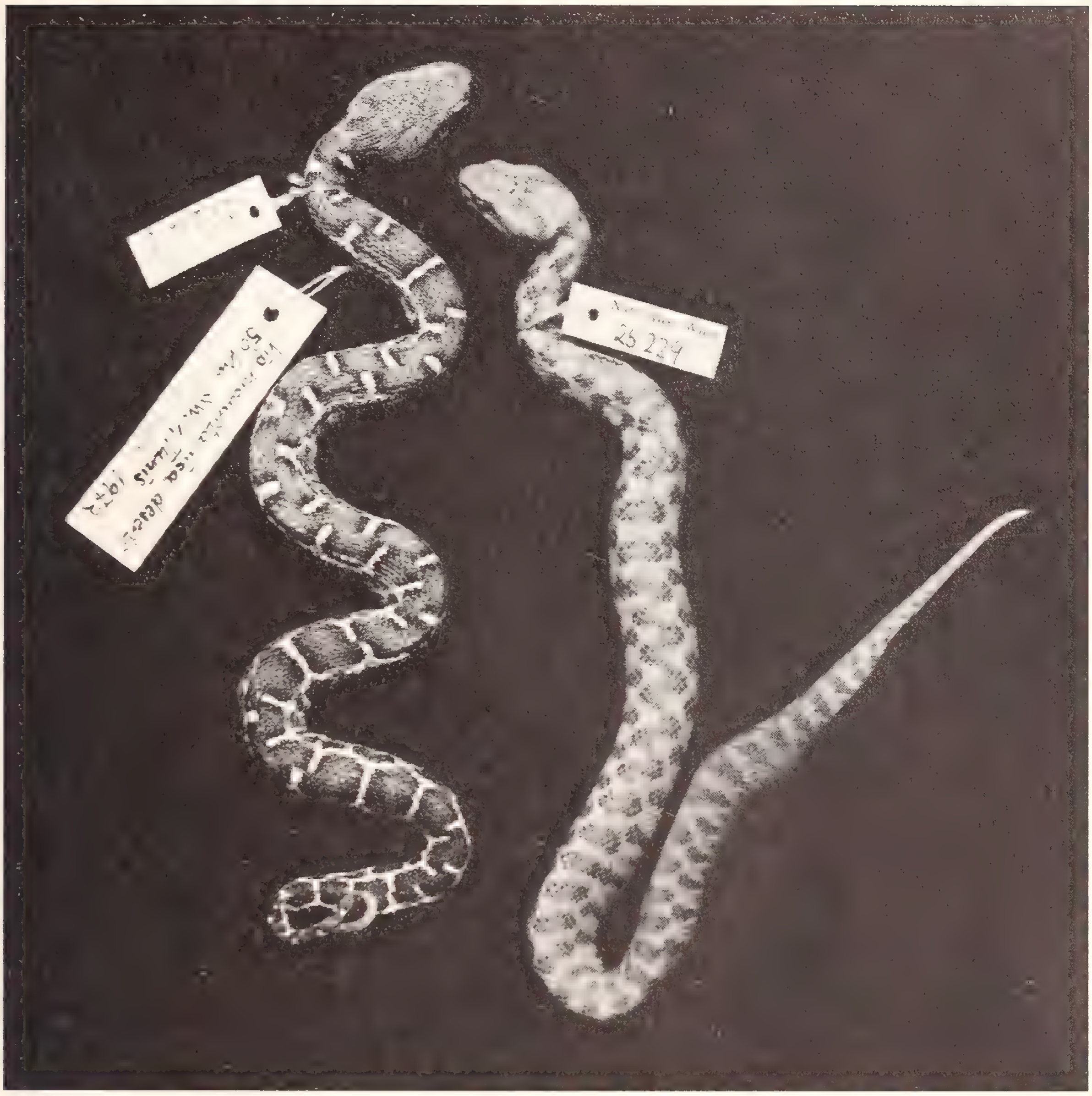


Fig. 1: Juvenile specimens of *Vipera mauritanica deserti* Anderson (NMW 25236:2) labelled “50 km SW v. Tunis”, and *Vipera lebetina transmediterranea* ssp. n. (paratype, NMW 25229) labelled “Tunis”.

to 154 in male *l. lebetina*), and in the number of anterior scale rows which range from 23 to 27 (X = 24) in *transmediterranea* and from 21 to 23 (X = 22.2) in *l. lebetina.*

From the sympatric (or parapatric) *Vipera mauritanica* the new subspecies differs in colour pattern (*V. mauritanica* has a wavy zig-zag band containing 23 to 33 windings; *V. l. transmediterranea* has 34 to 41 transverse bands), the midbody scale rows are 25 in *V. l. transmediterranea*, 27 in *V. mauritanica*; the number of scale rows on the neck is around 24 in *V. l. transmediterranea*, between 26 and 27 in *V. mauritanica*; the number of ventrals is 150 to 164 in female and 154 to 163 in male *V. l. transmediterranea*, 157 to 174 in female and 163 to 170 in male *V. mauritanica*; the number of subcaudals is between 37 and 43 in female *V. l. transmediterranea*, and between 45 and 48 in female *V. mauritanica*; corresponding figures for males are between 42 to 51 and 45 to 50 respectively.

Maximum length for both sexes is 98.5 cm. Relative tail length in the two males are 12.6 and 13.2 % of total length, while corresponding figures in the two adult females are 10.1 and 13.1 %.

Table 1: Comparisons between number of ventral plates in *Vipera lebetina transmediterranea* ssp. n. and other taxa within the *lebetina* complex.

	Females				Males			
	N	Range	Mean	s. d.	N	Range	Mean	s. d.
schweizeri	15	148—157	152.3	2.5	10	142—160	151.7	6.0
l. turanica	4	167—174	170.8	2.9	12	167—177	172.1	3.0
l. obtusa	14	163—175	168.3	3.5	8	166—177	168.5	4.4
l. lebetina	3	146—153	150.3	3.8	8	147—154	150.1	2.6
l. transmed.	3	150—164	155.0	7.6	2	154—163	158.5	6.4
m. deserti	4	164—170	162.3	2.5	3	166—169	167.0	1.7
m. mauritanica	6	157—174	165.8	6.4	6	163—170	166.2	2.8

Table 2: Comparisons between mean values of *Vipera lebetina transmediterranea* ssp. n. and other taxa within the *lebetina* complex.

	N	Loreals*	Inter-oculars	First circum-oculars*	Second circum-oculars*	Midbody scale rows	Sub-labials*
schweizeri	14	14.6	8.3	29.5	30.5	23	25.8
l. turanica	17	19.4	8.6	27.2	35.0	25—27	26.1
l. obtusa	24	16.9	8.3	28.6	33.8	24—27	26.0
l. lebetina	13	19.6	8.6	29.6	32.1	25	25.8
l. transmed.	5	20.3	9.0	31.6	36.0	25	27.6
m. deserti	6	16.5	8.0	29.6	35.4	27	27.1
m. mauritanica	17	18.6	7.0	27.4	32.7	27	28.2

* = Sum of right and left side

Table 3: Morphological variation in *Vipera lebetina transmediterranea.*

	Range	Mean	S. E.
Ventrals in males	154—163	158.5	4.6
Ventrals in females	150—164	155.3	4.5
Subcaudals in males	42—51	46.5	3.8
Subcaudals in females	37—43	40.3	1.8
Anterior scale rows	23—27	24.0	0.8
Midbody scale rows	25	25.0	0.0
Posterior scale rows	19	19.0	0.0
Apicals	2—3	2.8	0.2
Supralabials*	20—22	21.0	0.5
Sublabials*	26—30	27.6	0.8
1st circumoculars*	27—34	31.6	1.3
2nd circumoculars*	31—44	36.6	2.7
Loreals*	19—23	20.3	0.9
Suboculars*	4—6	5.2	0.4
Interoculars	8—10	9.0	0.5
Dorsal transverse bars	34—41	37.3	1.7

* = Sum of right and left side

Description of holotype: A typical female *lebetina* with total length of 79.4 cm, tail 10.4 cm. Groundcolour greyish with 34 dark grey transverse bands along the back of body, each band two to three scales wide and separated by three scale wide interspaces. Lateral side of head black. Head length 35 mm to corner of mouth, width 29 mm at broadest place, transverse diameter of eye 4 mm, distance between mouth and eye 4 mm. Canthus rostralis pronounced.

Head covered by 54 intersupraoculars and 22 intercanthals which all are keeled, interocular row with eight scales, three canthals on right and two on left side, three apicals, three supraoculars on each side, ten supralabials and 13 sublabials on each side, first circumocular ring containing 13 on right and 14 on left side, second circumocular ring containing 16 on right and 15 on left side, nine loreals, eye separated from supralabials by three suboculars on right and two on left side, anterior chinshields bordered behind by four second chinshields, two preventrals, 150 ventrals, 43 + 1 subcaudals, 23 dorsal transverse scale rows one headlength behind head, 25 at midbody and 19 one head length anterior of anal.

Variation: Some of the total variation is shown in the diagnosis and in Table 3. The number of transversal bars varied between 34 and 41, the number of scales in the interocular row between 8 and 10, the number of supralabials varied between 10 and 11 and the number of sublabials between 13 and 15 on each side.

Discussion: The taxonomic definition of different west Asian populations of *V. lebetina* has to a certain extent been discussed elsewhere (Nilson et al. 1988). It can be said that our lower value (146) of ventral numbers from Cypriotic *l. lebetina* agrees well with what is stated in the literature. Billing & Schätti (1984) believed that such a low value for *l. lebetina* was a result of intermixing with specimens from the Cyclades (i. e. *schweizeri*). The values for *l. lebetina* presented by these authors varied between 152 and 156 (N = 5). Our values range between 146 and 154 (N = 11) and together these figures probably reflect the normal range rather well. Meanwhile higher ventral numbers such as 163 (Werner, 1936) which are referred to in literature (e. g. Joger, 1984) have not been verified in other sources. It has not been possible to trace the Werner specimen from Cyprus for reexamination. In the new subspecies the number of ventrals varies between 150 and 164 and this is slightly higher than comparative figures for *l. lebetina*. This is particularly pronounced when comparing the different sexes. Females of the new subspecies vary between 150 and 164 in ventral number (X = 155) compared to females of *l. lebetina* which have a range between 146 and 153 (X = 150.3) ventrals. Corresponding figures for males are 154—163 (X = 156.5) in the new subspecies and 147 to 154 (X = 150.1) for *l. lebetina* (Table 1).

The new subspecies and *l. lebetina* also differ significantly in the number of dorsal scale rows on the anterior part of the body. The nominate subspecies ranges between 21 and 23 (X = 22.4 ±0.34 S. E.) scale rows while the new subspecies has between 23 and 27 (X = 24 ±0.77 S. E.) anterior scale rows ($p < 0.05$). Also the number of sublabials (counted on both sides together) seems to separate the two subspecies. The new subspecies has between 26 and 30 sublabials (X = 27.6 ±0.75) compared to *l. lebetina* which has between 24 and 27 (X = 25.4 ±0.3) sublabials. This difference is also significant (p = 0.02) as is the difference in number of first circumocular scales (31.6 ±1.3 and 29.2 ±0.8 respectively, p = 0.01). Besides a lower number of ventrals (Table 1) it further differs from *V. l. obtusa* in the number of loreals, which varies between 18 and 23 (X = 19.8 ±8.86 S. E.) in the new subspecies and between 10 and 21 (X = 16.07 ±0.66 S. E.) in *l. obtusa* (p = 0.0125).

From the two north African subspecies of *V. mauritanica* it is easily separated by the number of midbody scale rows and by a completely different colour pattern. *Vipera mauritanica* has a wavy undulating zig-zag band along the back which constitutes 23 to 33 blotches or windings while the new subspecies of *V. lebetina* has 34 to 41 transverse bars. In the subspecies *m. deserti* the pattern fades with age and adult specimens are normally rather pale with pattern weakly developed or absent. *Vipera m. mauritanica* can also occur in a pale morph which can approach *deserti* in colour-pattern by being reddish or brownish with weakly developed pattern (e. g. Saint Girons, 1956; own observations). However, both subspecies of *V. mauritanica* have, when visible, the characteristic undulating band along the back which is always well developed in juveniles (fig. 1).

From *V. m. mauritanica* it further differs significantly in a number of external morphological characters, such as having a lower number of anterior dorsal scale rows (24.0 ±1.17 compared to 27.0 ±0.17, p ≦0.02), more first circumocular scales (Table 2, p ≦0.02), more (greater fragmentation of) supraocular plates (7.0 ±0.48 compared to 5.33 ±1.19, p ≦0.05), more intercanthals (20.4 ±1.17 compared to 13.5 ±0.88, p = 0.002) and intersupraoculars (46.6 ±4.2 compared to 39.8 ±1.19, p ≦0.05). The total fragmentation of head plates has gone so far that, apart from *V. m. deserti*, this new taxon differs from all compared subspecies. *Vipera lebetina transmediterranea* has 190.2 ±3.8 S. E. scales covering the upper head and upper jaw and this is significantly higher than in *l. obtusa*, which has 178.8 ±2.3 (p ≦0.05), and in *m. mauritanica*, which has 164.0 ±2.0 (p ≦0.001). It is also significantly higher compared to *l. lebetina* if the lower jaw is included (p ≦0.05). *Vipera m. deserti* cannot be separated from *V. l. transmediterranea* on head scale fragmentation, but differs significantly in other characteristics such as having more preventrals (2.6 ±0.4 compared to 1.5 ±0.2; p ≦0.05) and more loreals (19.8 ±0.9 compared to 16.5 ±1.3; p = 0.015), and in having less anterior body scale rows (24 ±0.8 compared to 26.7 ±0.4; p = 0.026), supralabials (21.0 ±0.4 compared to 22.7 ±0.4; p = 0.026) and second chinshields (4.4 ±0.4 compared to 5.8 ±0.4; p ≦0.05).

It is also distinct from *V. schweizeri* by a different midbody scale count (Table 2). Thereby, it is separated from the Asian mainland forms of *lebetina* as well as from the north African *mauritanica* populations and *V. schweizeri* in Greece.

Meanwhile, figures ranging from 23 to 27 midbody scale rows in *mauritanica* are found in literature concerning snakes of North Africa (e. g. Domergue, 1901; Domergue, 1959; Bons & Girot, 1962) but these figures generally seem to hint at *Vipera lebetina* s. lat. in its entire range, i. e. including Asian and Aegean populations. It is likely, however, that Domergue (1901), like Anderson (1892) a few years before, also included specimens of *V. l. transmediterranea* when discussing *mauritanica*. The variation of certain scale characteristics given by Domergue ". . . 23 à 27 rangées de dorsales; 156—171 gastrostèges (en Berbérie); 38—51 sous-caudales, . . ." could well include both taxa.

Cope described *Vipera confluenta* from "Africa" in 1863. It was considered as a variety of *mauritanica* by Strauch (1869). The description was based on two specimens of similar pattern to *mauritanica* and one of the specimens (from British Museum) was examined and described by Cope. This specimen had a high number of ventrals (180) while the number of dorsal rows was only 25. The overall description is clearly of a *mauritanica* and the low number of scale rows might only reflect a variation, although a rare occurrence, in this characteristic within *mauritanica*. We have not, however, seen any variation in this characteristic within *V. mauritanica*, and Balozet (1957), who examined 46 *mauritanica* specimens, did not find a single exception to this rule. A possibility, although hypothetical, is that the *confluenta* specimen represents an intergrading population. Recent preliminary investigations of immunological distances between *Vipera* taxa shows that *m. mauritanica* seems to be close to *l. lebetina*, whereas *deserti* has a high distance (Herrmann et al., 1987), and if these results are verified by additional experiments (in preparation), a different systematic pattern compared to that which is indicated by external morphology, must be considered. In any case, *deserti* with its different head shape and scalation seems to be well separated from all other taxa. Other names connected to north African taxa are *Vipera echis* Schlegel 1841, and *Vipera minuta* Eichwald 1851, which are both based on specimens from Oran, the type locality for *V. m. mauritanica*.

One fossil viper from North Africa, *Vipera maghrebiana*, has been considered as a hypothetical ancestor of *Vipera lebetina* (Rage, 1976; Nilson & Andrén, 1986). Howeer, this taxon differs much in maxillar morphology from both Moroccan *Vipera m. mauritanica* and Cypriotic *Vipera l. lebetina* (ZIG and GNM specimens); and if *maghrebiana* is an ancestor of African *lebetina* s. l. it must have undergone a marked evolutionary change.

Sympatry: This taxon is known from Algeria and Tunis, but the only more exact locality might be Djebel Murdjado close to Oran, where it should be sympatric with *Vipera m. mauritanica*. Sympatry between closely related taxa occur meanwhile when different niches can be utilized. In northern Spain *Vipera a. apis* and *V. l. latasti* are sympatric in different habitats. Also *Vipera r. raddei* and *V. wagneri* in eastern Turkey are sympatric in different habitats and *Vipera latasti gaditana* and *V.* (*latasti*) *monticola* are reproductively separated by being of different sizes. In our case, *Vipera m. mauritanica* is known to reach sizes of more than 180 cm (Schweizer, 1956), while the *V. lebetina transmediterranea* specimens all are shorter than 100 cm. A shorter size, which is also reflected by a reduced number of dorsal scale rows, might indicate a niche diversification.

Material and methods: Besides the five specimens of the new subspecies, 109 more specimens within the *lebetina* complex have been examined thus far as part of a more comprehensive study and are here used ffor comparison. Ot these, 56 belong to the different Asian mainland populations; 14 specimens from Milos and Siphnos (*schweizeri*); 13 specimens from Cyprus (*l. lebetina*); 9 *m. deserti* from Libya and Tunis (including the holotype in BM) and 17 specimens of *m. mauritanica* from Algeria and Morocco (including the two syntypes in MNHN). Thirty-six external morphological characteristics are taken from each complete specimen, fewer from incomplete ones. Not all measurements taken are used in this paper. Two-tailed Mann-Whitney U tests have been used for statistical tests.

Acknowledgements

Specimens used for comparison were provided by Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; Christine Stocker, Naturhistorisches Museum

Basel; Franz Tiedemann, Naturhistorisches Museum Wien (NMW); W. Ronald Heyer, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM); Volker Mahnert, Muséum d'Histoire naturelle, Genève; E. N. Arnold, British Museum (Natural History), London (BM); Jens B. Rasmussen, Zoologisk Museum, Kopenhavn (ZMK); M. Thireau, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris (MNHN); as well as personal collections at the department of Zoology, University of Göteborg (ZIG) and at Göteborg Natural History Museum (GMN). To all these persons and institutions we are much indebted. Field work with "lebetinas" was carried out in Iran 1976 together with Björn Gullander, Anders Börjeson and Christer Hall; in Cyprus 1980 together with Margareta Nilson; in Turkey 1983 and 1984, and in Morocco 1985 together with Börje Flärdh.

Zusammenfassung

Nach 5 Vipern aus Algerien und Tunesien wird eine neue Unterart *Vipera lebetina transmediterranea* ssp. n. beschrieben. Von der sympatrischen *Vipera mauritanica* unterscheidet sich das neue Taxon in der Anzahl der dorsalen Schuppenreihen sowie in anderen Pholidosemerkmalen und auch im Farbmuster. Eine Kombination von Schuppenwerten trennt es auch von der asiatischen Unterart von *V. lebetina*. Von *Vipera schweizeri* unterscheidet es sich in der Zahl der dorsalen Schuppenreihen.

Literature

Anderson, J. (1892): On a small collection of mammals, reptiles, and batrachians from Barbary. — Proc. zool. Soc., London. 3—24.

Balozet, L. (1957): La Vipère lébétine et son venin. — Arch. Inst. Pasteur Algerie. 35: 220—295.

Beerli, P., H. Billing & B. Schätti (1986): Taxonomischer Status von *Vipera latasti monticola* Saint Girons, 1953. — Salamandra 22: 101—104.

Billing, H. & B. Schätti (1984): Vorläufige Mitteilung zum Subspezies-Problem bei *Vipera lebetina* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Viperidae). — Salamandra 20: 65—69.

Bons, J. & B. Girot (1962): Cle illustree des Reptiles du Maroc. — Trav. Inst. Sci. Chér. Zool. 26: 1—62.

Bruno, S. (1985): Le vipere d'Italia e d'Europe. — "Edagricole", 1—269.

Cope, E. D. (1863): On a species of *Vipera* hitherto unknown. — Proc. Zool. Soc., 229—230.

Domergue, Ch. (1959): Clé de détermination des Serpents de Tunisie et Afrique du Nord. — Arch. Inst. Pasteur. Tunis 36: 163—172.

Domergue, F. (1901): Essai sur la faune erpétologique de l'Oranie. — Fouque Bull. Soc. Géogr. Archéol. Oran. 19—21 (1899—1900): 1—404.

Harding, K. A. & K. R. G. Welch (1980): Venomous snakes of the world. — Pergamon Press. 1—188.

Herrmann, H.-W., U. Joger, G. Nilson & C. G. Sibley (1987): First steps towards a biochemically based reconstruction of the phylogeny of the genus *Vipera*. — Proc. 4th Ord. Gen. Meet. S. E. H. Nijmegen, 1987.

Joger, U. (1984): The venomous snakes of the Near and Middle East. — Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients. Reihe A, Nr. 12, 115 p.

Klemmer, K. (1963): Liste der rezenten Giftschlangen. — Behringwerk-Mitteilungen, Sonderband „Die Giftschlangen der Erde": 255—464.

— (1968): Classification and distribution of European, North African and West Asian venomous snakes. In: Bücherl, W., Buckley, E. E. & V. Deulofeu: Venomous animals and their venoms. Vol. I: Venomous vertebrates: 309—325.

Kramer, E. & H. Schnurrenberger (1959): Zur Systematik Libyscher Schlangen. — Mitt. Naturforsch. Gesellschaft Bern. 17: 1—18.

— & — (1963): Systematik, Verbreitung und Ökologie der Libyschen Schlangen. — Rev. Suisse de Zool. 70: 453—568.

Nilson G. & C. Andrén (1986): The mountain vipers of the Middle East. The *Vipera xanthina* complex. — Bonn. Zool. Monogr. 20: 1—90.

—, — & B. Flärdh (1988): Die Vipern der Türkei. — Salamandra 24 (4), in press.

Rage, J. C. (1976): Les Squamates du Miocène de Beni Mellal. — Géol. Médit. 3 (2): 57—69.

— (1984): Serpentes — Handbuch der Paläoherpetologie / Encyclopedia of Paleoherpetology. — Gustav Fischer Verlag. p. 1—80.

Saint Girons, H. (1956): Les Serpentes du Maroc. — Var. Sci. Soc. Sci. nat. phys. Maroc. 8: 1—29.

Schweizer, H. (1956): Die Levante-Otter von Nordwest-Africa, *Vipera lebetina mauritanica*. DATZ, 9 (7): 190—192.

Sochurek, E. (1956): Einiges über die Schlangenfauna West-Algeriens. — Aqu.-Terr. Leipzig, 3 (3): 85—89.

Strauch, A. (1869): Synopsis der Viperiden, nebst Bemerkungen über die geographische Verbreitung dieser Giftschlangen-Familie. — Mém. Ac. Imp. Sci. Saint-Pétersbourg 14: 1—188.

Welch, K. R. G. (1982): Herpetology of Africa. — Krieger, p. 1—293.

Werner, F. (1936): Reptiles from Mount Troodos, Cyprus. — Proc. zool. Soc. London 1936: 655—658.

Wittman, B. (1954): Europas Giftschlangen. — Hippolyt-Verlag, München 1—186 p.

Göran Nilson und Claes Andrén, Department of Zoology, University of Göteborg,
Box 250 59, 400 51 Göteborg, Sweden.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 381—393	Bonn, November 1988

Systematics of *Bradypodion tenue* (Matschie, 1892) (Sauria: Chamaeleonidae) with a description of a new species from the Uluguru and Uzungwe Mountains, Tanzania

Charles Klaver & Wolfgang Böhme

Abstract. The study of all available specimens of *Bradypodion tenue* (Matschie, 1892) and the corresponding literature demonstrated that two different species are involved: *B. tenue* (s. str.), restricted to the Usambara Mts. (Tanzania) and the Shimba Hills (first record for Kenya) and *B. oxyrhinum* n. sp. from the Uluguru and Uzungwe Mts. Their zoogeographical relationships are discussed.

Key words. Reptilia, Chamaeleonidae, *Bradypodion tenue*, *Bradypodion oxyrhinum* n. sp., Tanzania, Kenya, taxonomy, distribution, zoogeography.

Introduction

Matschie (1892) described *Bradypodion tenue* as *Chamaeleon* (sic) *tenuis*. He based his description on four specimens from Derema, East Usambara Mountains, Tanzania, that were collected by L. Conradt and subsequently deposited in the collection of the Zoologisches Museum in Berlin.

Tornier (1900) recorded *B. tenue*, one male and one female in possession of Franz Werner, from Mkoya in Ukami (Uluguru Mts.), Tanzania. In his "Prodromus" Werner (1902) mentioned the four Berlin types and his two specimens from Ukami. He also discussed the differences in external morphology between the two Ukami specimens and one juvenile male from Derema (probably one of the types). Especially the rostral appendage of one of the Ukami specimens is considerably longer and has a different structure than the rostral appendage of the Derema specimen. Although Werner contemplated the possibility the Ukami specimens to represent a new species he considered the specimens bearing a rostral appendage (all Berlin specimens, the juvenile male from Derema and one of his Ukami specimens) to be males and the one Ukami specimen lacking a rostral appendage to be the female of *B. tenue*. He, thus, believed to have described the female of *B. tenue* for the first time. The two Ukami specimens were depicted by Werner (1902, plate 15, reproduced here as fig. 1) and deposited in the Zoologisches Museum in Hamburg.

Nieden (1910) reported a new locality for *B. tenue*, viz. Amani, which is close to Derema, East Usambara Mts. and Werner (1911) repeated his view concerning the sexual dimorphism of *B. tenue.*

Sternfeld (1912) described *B. adolfifriderici*, basing his description on one female specimen from the Ituri region, Zaire. He considered this species to be related to *B. tenue* as he thought it to look very similar except for the absence of a rostral appendage. Sternfeld was the first to record explicitly and correctly that the Berlin type series of *B. tenue* contained one female specimen possessing a rostral appendage. He, therefore, assumed the Ukami specimens discussed and depicted by Werner (1902) not to belong to *B. tenue*. As the female specimen resembles the type specimen of *B. adolfifriderici* Sternfeld tentatively assumed the Ukami specimens to be male and female of *B. adolfifriderici*.

Boettger (1913) corroborated Sternfeld's view as to the presence of a rostral appendage in female specimens of *B. tenue*, but noted it to be smaller than that of male specimens. Nieden (1913) recorded *B. tenue* from Derema and Amani, Usambara Mts. and adopted the view of Sternfeld to consider the Ukami specimens to belong to *B. adolfifriderici*.

Werner (1913) did not adopt this view of Sternfeld and Nieden, however, and still considered Derema, Amani and Ukami specimens to belong to *B. tenue*.

Fortunately Schmidt (1919) discovered the male of *B. adolfifriderici* that like the female of this species lacks any trace of a rostral appendage. Consequently the explanation of Sternfeld as to the different external morphology of the Ukami specimens as compared to Derema and Amani specimens was falsified.

Barbour & Loveridge (1928) discussed two specimens of *B. tenue* from Amani present in the collection of the Museum of Comparative Zoology. They considered the Ukami record of Werner (1911) the first record of *B. tenue* from the Uluguru Mts., which is incorrect as Tornier (1900) and Werner (1902) already mentioned this locality. Moreover, they thought the MCZ male specimen to be far larger than the type from Derema, viz. 101 versus 69 mm respectively. This, too, is incorrect as not one but four syntypes are known that are, except for one juvenile specimen, larger than the MCZ male specimen (cf. table 1 and the measurements of Matschie, 1892).

In his checklist Loveridge (1957) referred, surprisingly, only to the Usambara Mts. as the locality where *B. tenue* is found, thus neglecting the previous record from the Uluguru Mts. discussed by Barbour and himself in 1928.

Skelton-Bourgeois (1961) reported the capture of a female specimen of *B. tenue* from the forest above Ngorongoro Crater (2500 m alt.). She erroneously stated that this species was only known from the Usambara Mts. until then. Like Loveridge (1957) before him Mertens (1966) limited the distribution of *B. tenue* to the Usambara Mts., although he referred to Werner (1911) who also listed Ukami, Uluguru Mts.

Seven other references to *B. tenue* are known from literature, viz. Tornier (1896 & 1897), Monk (1903), Loveridge (1924 & 1939), Klaver (1981) and Klaver & Böhme (1986). Tornier (1896) repeated the original description, Tornier (1897) and Monk (1903) mentioned *B. tenue* to occur in East Africa, whereas Loveridge (1924 & 1939) reported *B. tenue* from the Tanganyika Territory and from a forest-edge habitat respectively. Klaver (1981) described the relatively plesiomorph lungs of *B. tenue* , whereas Klaver & Böhme (1986) described the hemipenes of *B. tenue* together with those of numerous other chameleon species. They changed the classification of chameleons in view of the accumulated comparative data. The classification of *B. tenue* together with other relatively plesiomorph chameleons from continental Africa in the genus *Bradypodion* is adopted in the present paper.

In view of what has been discussed above we assembled material of *B. tenue* from the various collections to study the variability of *B. tenue* and to establish the status of the specimens from the various localities presently known, viz. Usambara Mts., Uluguru Mts. and the Ngorongoro Crater.

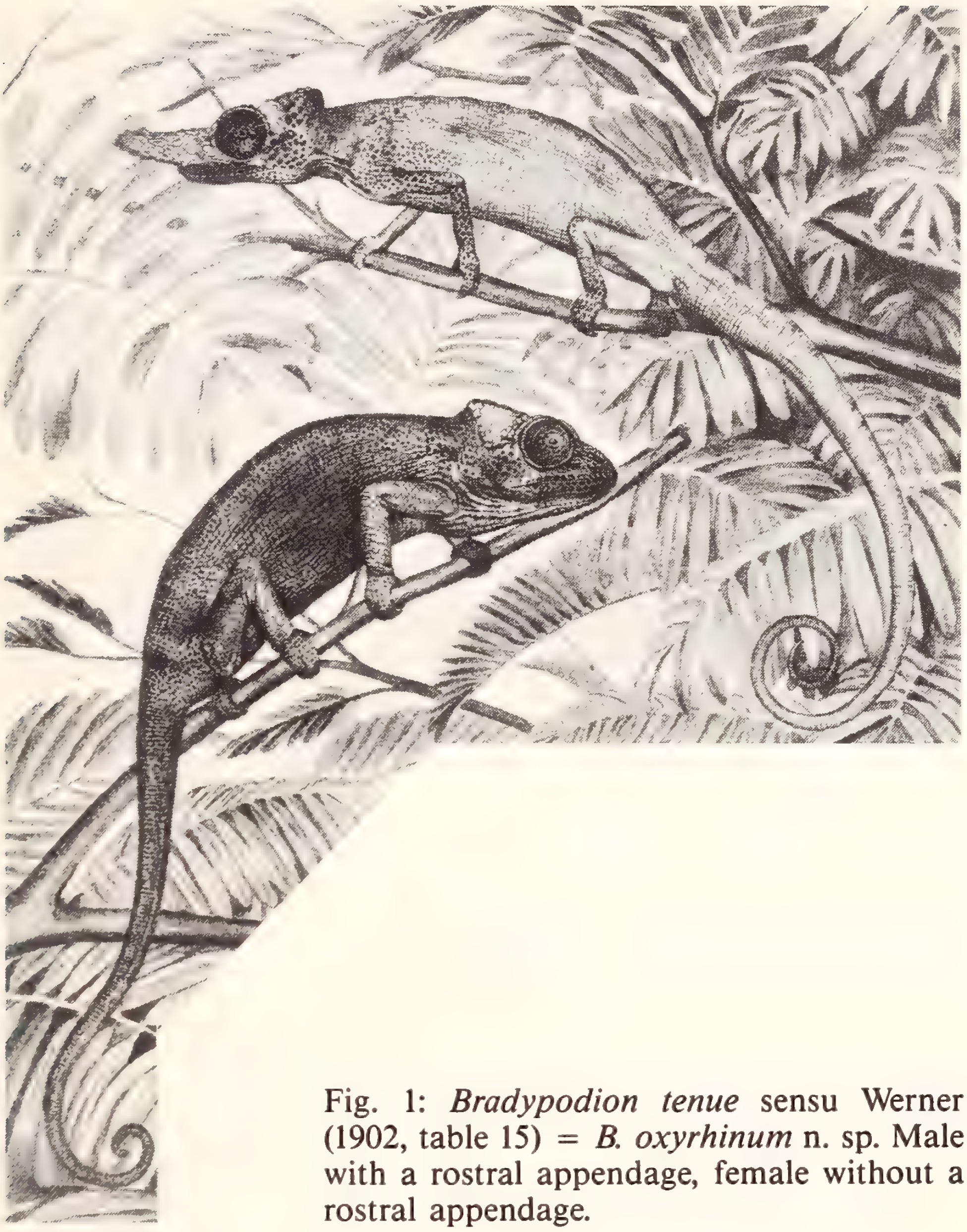


Fig. 1: *Bradypodion tenue* sensu Werner (1902, table 15) = *B. oxyrhinum* n. sp. Male with a rostral appendage, female without a rostral appendage.

Material

The material of this study originates from the following institutions (followed by the institutional acronyms in parentheses):
British Museum (Natural History), London (BMNH),
Musée Royale de l'Afrique Centrale, Tervueren (MRAC),
Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass. (MCZ),
Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin (ZMB),
Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M. (SMF),
Universitetets Zoologiske Museum, Copenhagen (ZMUC),
Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK),
Zoologisches Museum der Universität, Hamburg (ZMH),
Zoologische Staatsssammlung, Munich (ZSM).

Results and Discussion

Types of *B. tenue*

The Zoologisches Museum in Berlin forwarded us five specimens of *B. tenue*, including the type series consisting of three specimens (ZMB 11348: 1—3, table 1 and

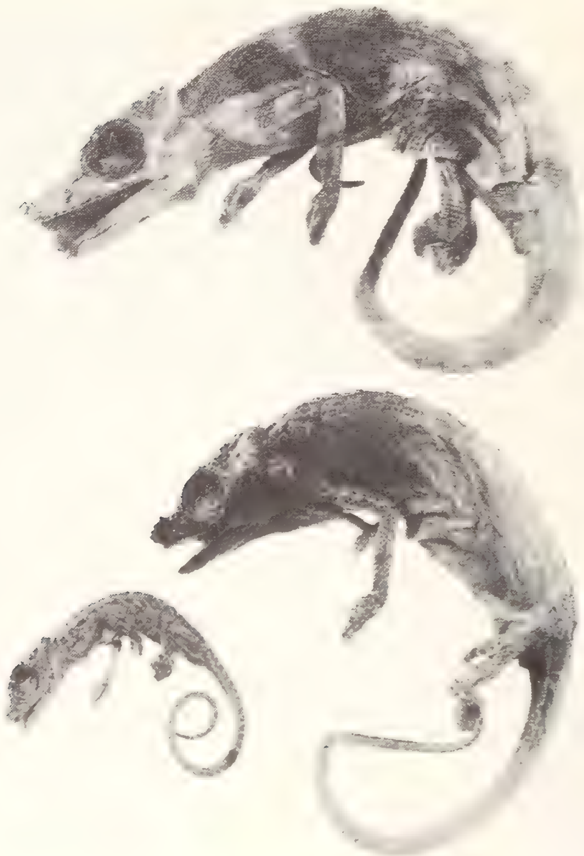


Fig. 2: Three of the four syntypes of *B. tenue*, ZMB 11348: 1—3, male, female, juvenile.

fig. 2). This is odd because in literature reference is made to four syntypes (cf. Matschie, 1892; Werner, 1902 a.o.). Another specimen (ZMB 22627) collected by Conradt from the type locality as well might be the fourth type specimen. However, it is incomprehensible as to why it should not have been included in the original type series under the same catalogue number. Moreover, at closer examination the putative specimen of *B. tenue* proved to be a *B. xenorhinum*! The locality attached, viz. Derema, does not correspond with the species involved as *B. xenorhinum* has thus far only been recorded from the Ruwenzori Mts. (cf. De Witte, 1965). The possibility of a new locality is highly unlikely, an accidental exchange with some other specimen seems more plausible.

The solution of this particular problem was provided by the material from the Munich museum. One specimen (ZSM 693/1920, see fig. 4 d) is indeed a *B. tenue*, but from the improbable locality Ruwenzori Mts. Fortunately, this specimen was still accompanied by the original label from the ZMB, from where it originated either by gift or by exchange, which reads among other things: "*Chamaeleon xenorhinus*". At one time it was established at the ZSM that not a *B. xenorhinum* specimen had been acquired but a *B. tenue* specimen instead. It was subsequently catalogued under the proper name, but one failed to notice the incongruence of the locality record. It, thus, appears that prior to the shipment of specimens from the ZMB-collection to the ZSM-collection two specimens were exchanged by accident. This may solve the problem of the improbable locality record of the two specimens involved, it does not solve our main problem, i.e. that of the missing type.

Matschie (1892) gave the measurements of one of the four syntypes, viz. head-body length: 54 mm, tail length: 66 mm, length rostral appendage: 3,5 mm. Similar data of the three types (ZMB 11348: 1—3) and the Munich specimen discussed (ZSM 693/1920) assembled in table 1 reveal the dimensions of the ZSM-specimen to approximate those given by Matschie most, i.e. they are virtually identical! This suggests that the same specimen is concerned and that the ZSM-specimen is the missing type. However, as this circumstantial evidence could not be bolstered up by independent proof as a result of searches into this matter at the Berlin museum, it leaves the separate catalogue number inexplicable and the status of this ZSM-specimen uncertain.

Locality records

Having ruled out the Ruwenzori Mts. as a locality of distribution of *B. tenue* three localities mentioned in literature remain, viz. the Usambara Mts. (Amani and Derema), the Uluguru Mts. (Ukami) and the Ngorongoro Crater (cf. map fig. 3). The specimen from this last locality (Skelton-Bourgeois, 1961), that was deposited in the collection of the MRAC in Tervueren under no. RGMC 21852, proved at closer examination not to belong to *B. tenue*. It is tentatively assumed to belong to *B. uthmoelleri* (Müller, 1938), a rare species thus far only known from the type specimen that originates from Mt. Hanang, a locality south of the Ngorongoro Crater (see map fig. 3). We shall comment on this species in a separate article shortly, it suffices to state here that the Tervueren specimen is definitely not a *B. tenue*. The geographical distribution as known from literature is thus restricted to the Usambara Mts. and the Uluguru Mts. However, when bringing together the material for the present study we discovered specimens from two new localities, viz. the Shimba Hills, Kenya (ZFMK 38677) and the Uzungwe Mts., Tanzania (ZMUC 51376; see map fig. 3).

Discussion

The specimen from the Shimba Hills, the first record of *B. tenue* from Kenya, proved to be a female with a well developed rostral appendage. All Usambara Mts. specimens regardless their sex do also have a rostral appendage, although in females it is shorter than in males (see table 1 and fig. 4). The female from Ukami, Uluguru Mts., however, has no rostral appendage, whereas the rostral appendage of the male from Ukami is much longer and more pointed than that of the males from the Usambara Mts. The same applies to the male specimen from the Uzungwe Mts. Moreover, the structure of the rostral appendage in both the Uzungwe and the Uluguru males differs from that in the Usambara males (see description below). We may conclude that there are distinct morphological differences between the specimens from the Usambara Mts. and the Shimba Hills on the one hand and those from the Uluguru Mts. and the Uzungwe Mts. on the other hand. The reason Werner (1902) considered the Uluguru specimens to belong to *B. tenue* was that, while basing himself on far less material, he erroneously considered all specimens possessing a rostral appendage to be males. We, on the other hand, consider the constant presence of a rostral appendage in females from the Usambara Mts. and the Shimba Hills, the absence of

Table 1: Head-body length (HBL), tail length (TL), length nasal appendage (NL) and head length (HL) in mm of *B. tenue* and *B. oxyrhinum* n. sp.

coll. nr.		locality	sex	HBL	TL	NL	HL	remarks
ZMB	11348: 1	Derema, Usambara Mts.	♂	70	75	3	20	lectotype, leg. Conradt
ZMB	11348: 2	Derema, Usambara Mts.	♀	56	62	1	15	paralectotype, leg. Conradt
ZMB	11348: 3	Derema, Usambara Mts.	juv.	27	33	0,2	9	paralectotype, leg. Conradt
ZMB	19645	Amani, Usambara Mts.	♀	68	71	2	19	
ZMB	22627	Derema, Usambara Mts.	♀	—	—	—	—	= *B. xenorhinum*, leg. Conradt
ZSM	693/1920	Ruwenzori Mts.	♂	54	65	3	15	probably exchanged with ZMB 22627
ZSM	22/1915	Amani, Usambara Mts.	♂	59,5	72	4	16	
ZFMK	30419	Usambara Mts.	♀	61	69	1	16	
ZFMK	38677	Shimba Hills	♀	61	57	3	15	
ZFMK	44881	Amani, Usambara Mts.	♀	59	68	1	16	nasal appendage damaged
ZMH-R	01848	Amani, Usambara Mts.	♂	68	80	3	18	
ZMUC	51331	Amani, Usambara Mts.	♂	63	70	4	17	
ZMUC	51332	Amani, Usambara Mts.	♀	62	69	1,5	17,5	
MCZ	24244	Amani, Usambara Mts.	♀	65	67	1	18	
MCZ	24245	Amani, Usambara Mts.	♂	51	49	3,5	16,5	
BMNH	1974.523	Amani, Usambara Mts.	♀	58	55	2,2	—	
BMNH	1974.524	Amani, Usambara Mts.	♂	55	66	4,5	18,5	
SMF	16428	Tanzania	♀	52	65	2	—	
ZFMK	46406	Ukami, Uluguru Mts.	♂	72	92	7	25	holotype
ZFMK	46407	Ukami, Uluguru Mts.	♀	70	68	—	18	paratype
ZMUC-R	51376	Mwanihana forest, Uzungwe Mts.	♂	67	77	7	23	paratype

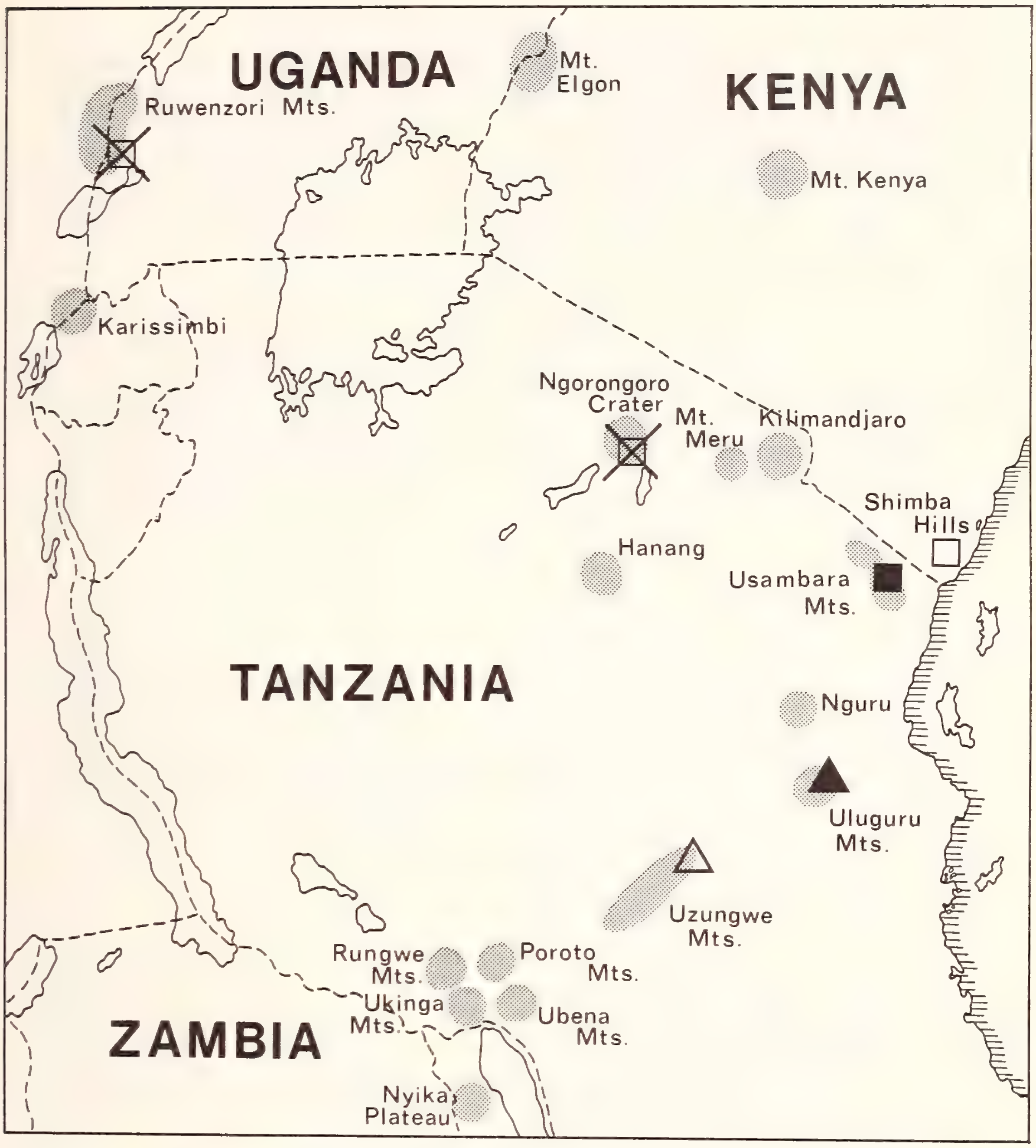

UGANDA
KENYA
TANZANIA
ZAMBIA
Ruwenzori Mts.
Mt. Elgon
Mt. Kenya
Karissimbi
Ngorongoro Crater
Mt. Meru
Kilimandjaro
Shimba Hills
Hanang
Usambara Mts.
Nguru
Uluguru Mts.
Uzungwe Mts.
Rungwe Mts.
Poroto Mts.
Ukinga Mts.
Ubena Mts.
Nyika Plateau

Fig. 3: Distribution of *B. tenue* (squares) and *B. oxyrhinum* (triangles) in East Africa. Solid symbols: type localities, open symbols: other locality records, crossed symbols: erroneous locality records.

a rostral appendage in the female from the Uluguru Mts. and the different structure of the rostral appendage in the males from the Uluguru Mts. and the Uzungwe Mts. sufficient to distinguish two different species. Below we shall first give a short characterisation of *B. tenue* and subsequently describe the new species.

Bradypodion tenue (Matschie, 1892)

A small chameleon (see table 1) with a homogeneous body-scalation, canthi rostrales meet above the nostrils to form a simple, flexible and laterally flattened rostral appendage in both sexes, the margin of the appendage with bluntly pointed scales that give it a denticulate outline, rostral appendage in males larger than in females, the basal part of the rostral appendage may be ossified, casque only slightly elevated

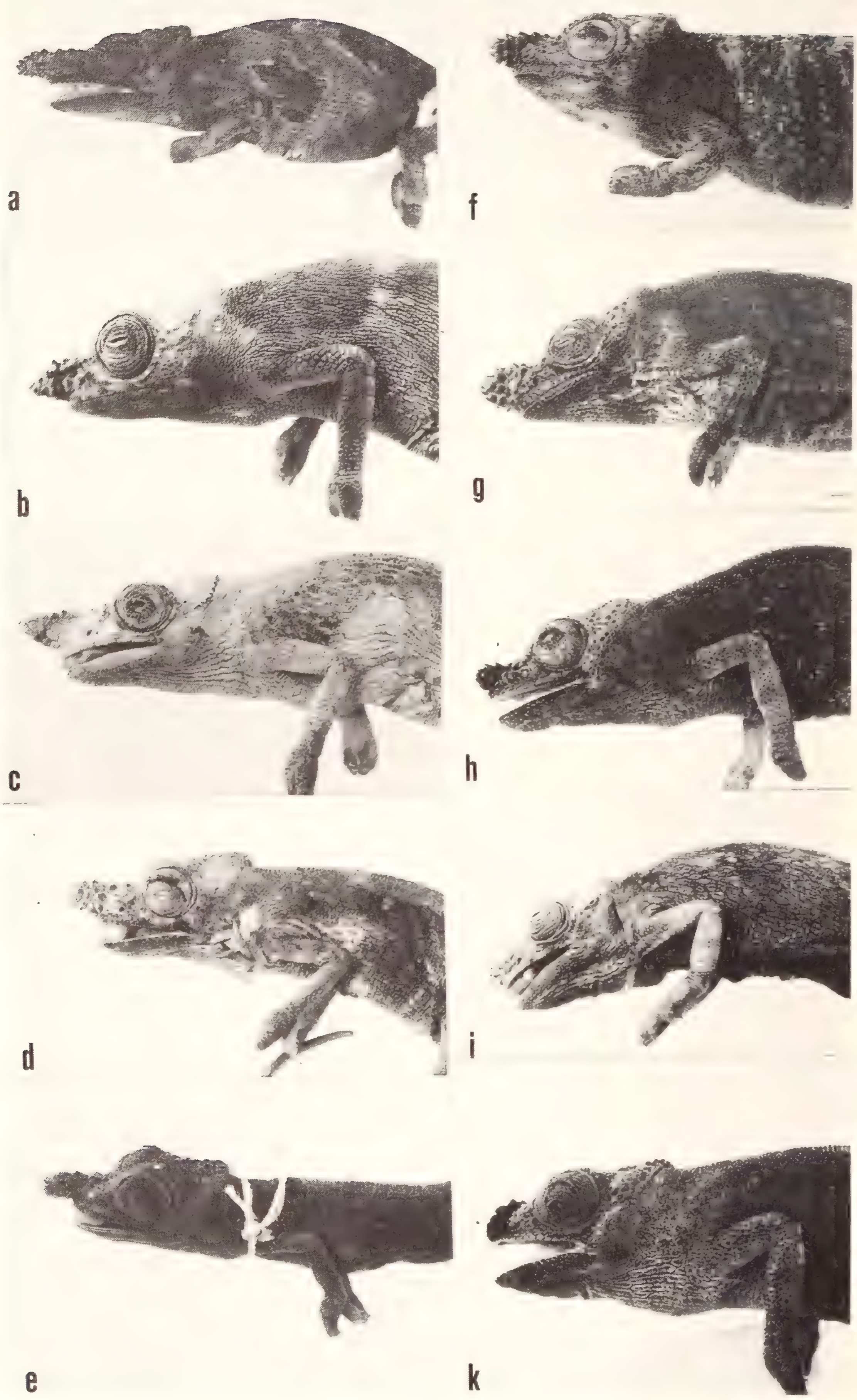


Fig. 4: Variability in rostral appendages in *B. tenue*: left column males (a = BMNH 1974.524, b = ZMNH 01848, c = ZSM 22/1915, d = ZSM 693/1920, e = MCZ 24245), right column females (f = BMNH 1974.523, g = ZFMK 38677, h = ZFMK 30419, i = ZMB 19645, k = MCZ 24244).

posteriorly and with prominent parietal and lateral (temporal?) crests, scales on the head flat, number of scales between the orbital crests: six.

Lectotype (by present designation): ZMB 11348: 1, male, Derema, Usambara Mts., leg. L. Conradt (fig. 2 above and fig. 6 left).

Paralectotypes: ZMB 11348: 2—3, female and juvenile, same data as lectotype (fig. 2 middle and below). Whether ZSM 693/1920 can be regarded as the third paralectotype or not remains uncertain.

Distribution: East Usambara Mts., Tanzania and Shimba Hills, Kenya (see map fig. 3).

Coloration: Werner (1902 & 1913) gave a colourful description of the coloration of a preserved male specimen from Derema. However, colour slides of a live specimen (ZFMK 38677) document the absence of vivid colours, the animal dresses a general brownish-grey colour with lighter spots.

Bradypodion oxyrhinum n. sp.

Diagnosis: *B. oxyrhinum* can be distinguished by the absence of a rostral appendage in the female, the elongate and pointed rostral appendage in males and the fusion of the canthi rostralis above the tip of the snout to form a rostral appendage.

Derivatio nominis: The name *oxyrhinum* derives from the shape of the rostral appendage that is more elongate and pointed than the rostral appendage of *B. tenue*, the species with which *B. oxyrhinum* has been confounded until now.

Holotype: ZFMK 46406 (formerly ZMHR 01846), male, Mkoya in Ukami, Uluguru Mts., leg. G. Schlüter, 1899 (fig. 1 above, fig. 5 above and fig. 6 right).

Description: A small chameleon (see table 1) with a homogeneous body-scalation, canthi rostrales meet above the tip of the snout to form a long laterally flattened rostral appendage, three thirds of this appendage are supported by bone leaving only the tip flexible, the dorsal margin of the ossified part is formed by two parallel rows of scales that form the continuation of the canthi rostrales, lateral surface of the appendage with 4—5 rows of scales, outer margin of the rostral appendage bluntly denticulate, upper side of the snout concave with a few, large flat and polygonal scales, scales on the head flat and relatively large, number of scales between the orbital crests: eight, casque slightly elevated posteriorly, parietal crest present, on either side of its anterior end two prominent tubercles, lateral crest indicated.

Paratypes: ZFMK 46407 (formerly ZMHR 01847), female, same data as holotype (fig. 1 below). The female of *B. oxyrhinum* does not have a rostral appendage, the snout is convex and covered with small tubercular scales, tail shorter than head-body length and relatively shorter than the tail in the males. ZMUC-R 51376, male, Mwanihana forest, 1000 m alt., Uzungwe Mts., Kilombero district, Morogoro region, Tanzania, 6-VIII-1982, coll. N. Scharff (fig. 5 below). This male is similar to the holotype except for the scales on the head that are somewhat smaller. This results in 9—10 scales between the orbital crests and 6—7 rows of scales on the lateral surface of the rostral appendage.

Coloration: Werner (1902) gave a detailed description of the coloration of both holotype and female paratype. As his description was based on specimens that were preserved in alcohol for at least several years it has to be considered with caution as

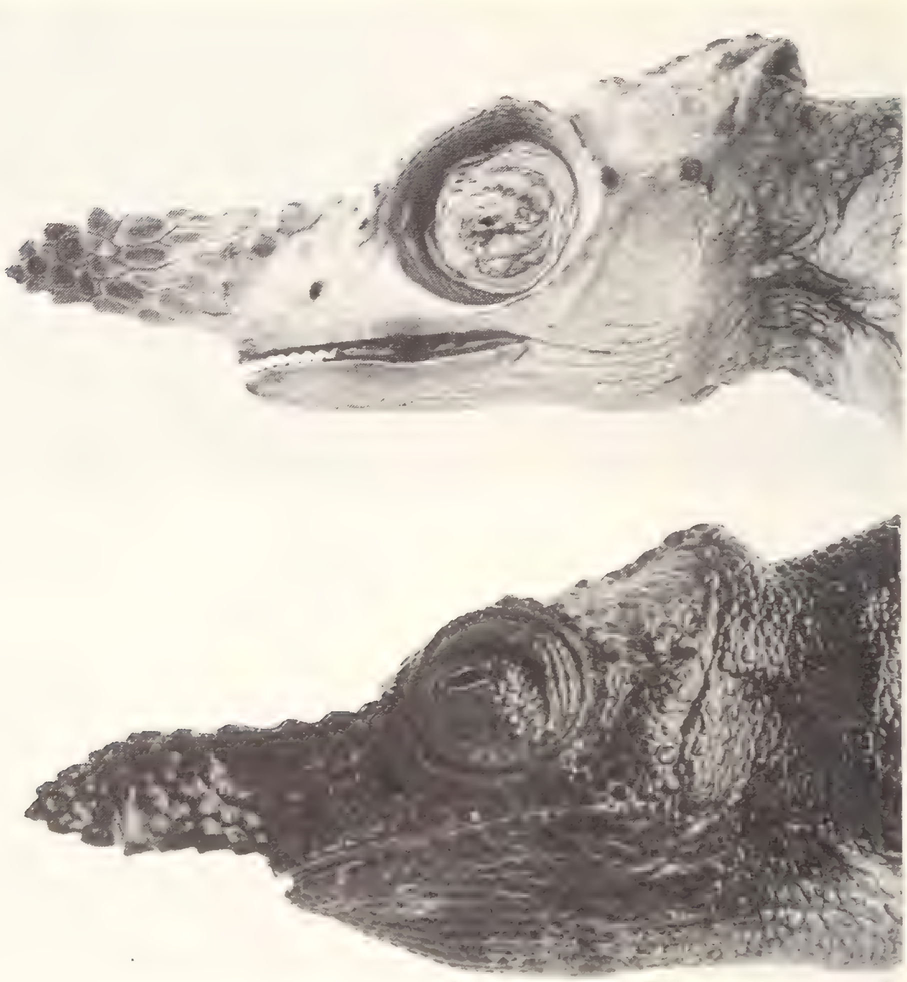


Fig. 5: Lateral view of the head of the males of *B. oxyrhinum* (above ZFMK 46406, below ZMUC 51376).

discoloration of pigments is likely to have occurred. Field notes on the life coloration of the second paratype confirm this view as they read: head: blue, dorsum: green, tail: blue and throat: yellow. Today this preserved specimen shows a general brown colour with lighter shades on the flanks, limbs and tail.

Distribution: Uluguru Mts. and Uzungwe Mts., Tanzania.

Affinities: *B. oxyrhinum* is closely related with *B. tenue*, with which it was confounded since Werner (1902) described two of the three specimens known as *B. tenue*. *B. spinosum* (Matschie, 1892) is the only other African species of the genus *Bradypodion* that possesses a flexible rostral appendage (in both sexes). Although it is probably related to *B. oxyrhinum* and *B. tenue* it is to be distinguished from them by the shape of the rostral appendage and the heterogeneous body-scalation with numerous elongate soft tubercles on the body, limbs and tail. The present study furnishes no new information as to the relationship with other species of the genus *Bradypodion*. Species of the *Calumma nasuta*-group from Madagascar (cf. Klaver & Böhme, 1986) have a similar general appearance and a similar rostral appendage in either one or both sexes (Mertens, 1933 and Brygoo, 1971 & 1978). However, Klaver & Böhme (1986) and Böhme (1988) demonstrated the similar external morphology to be symplesiomorphous and the similar rostral appendages to be parallel

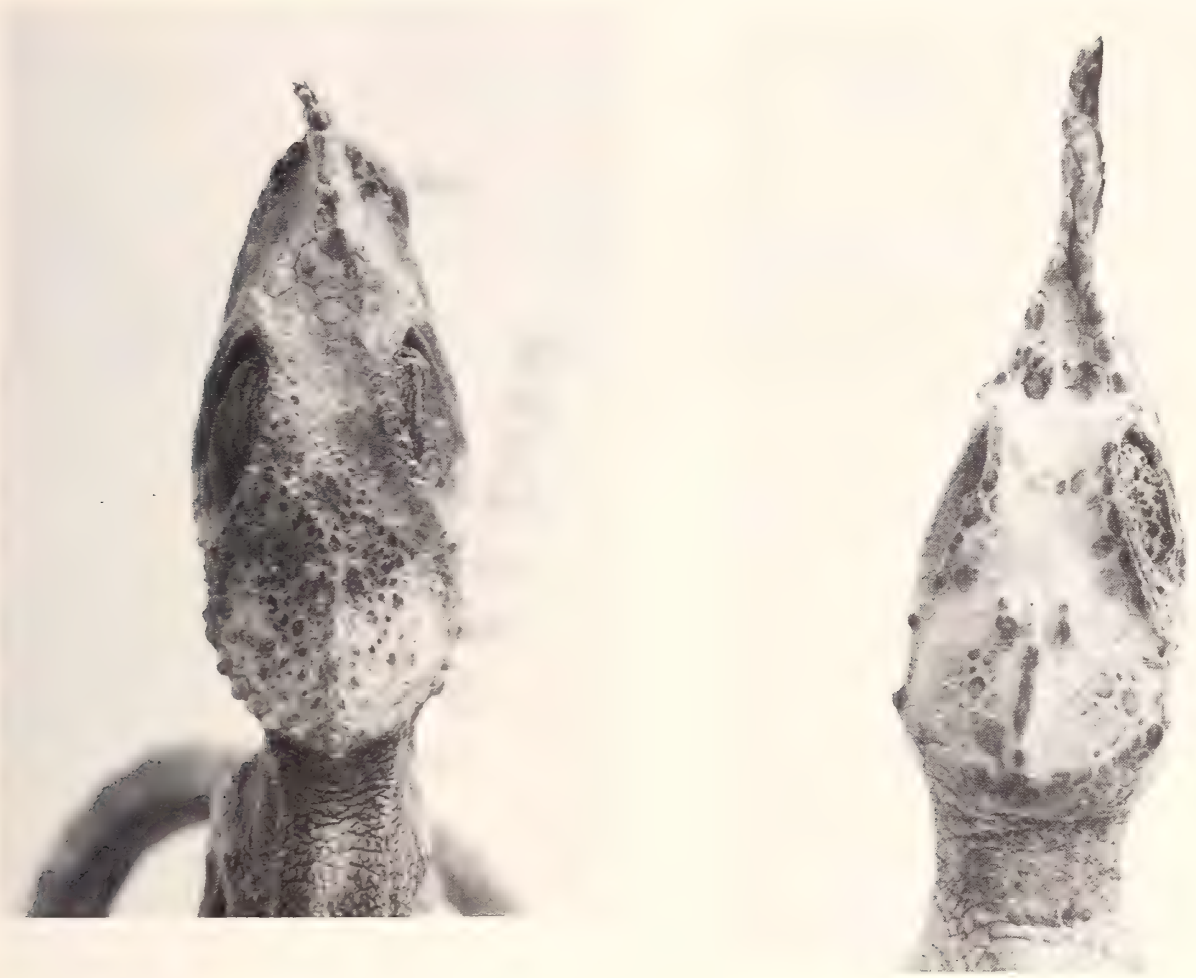


Fig. 6: Dorsal view of the head of the lectotype of *B. tenue* (ZMB 11348: 1, left) and the holotype of *B. oxyrhinum* (ZFMK 46406, right).

developments in distantly related groups that evolved from the same ancestral stock.

Ecology and geography: The scant field notes and records in literature report *B. tenue* to be captured from lowland forest (ZFMK 38677), from bushes (BMNH 1974.523 & 524), from long grass (Barbour & Loveridge, 1928) and from a forest edge habitat (Loveridge, 1939). *B. oxyrhinum* was captured in the Mwanihana forest (ZMUC 51376). It seems that both species occur in bushes and forest patches from low to (sub-)montane elevations, viz. Shimba Hills, Usambara Mts., Uluguru Mts. and Uzungwe Mts. Barbour & Loveridge (1928) compared the herpetofaunae of the Usambara Mts. and the Uluguru Mts. and established close links between the herpetofaunae confined to these isolated mountainous regions. The present paper proves their analysis at least partly wrong as they still considered *B. oxyrhinum* and *B. tenue* conspecific. *B. tenue* occurs in the Usambara Mts. and the Shimba Hills in the north, whereas *B. oxyrhinum* links the Uluguru Mts. with the Uzungwe Mts. in the south. In this respect the situation in *B. oxyrhinum* and *B. tenue* resembles more the one found in some African members of the gekkonid genus *Cnemaspis* as discussed by Perret (1986). *C. barbouri* from the Uluguru Mts. seems to be more closely related to *C. uzungwae* from the Uzungwe Mts. than either of them is to *C. africanus*. *C. africanus* is distributed in Tanga, Usambara Mts., Mt. Kilimanjaro and

Mt. Meru in Tanzania and in the Taita Hills and Athiplain in Kenya. As to the Uluguru Mts. and the Uzungwe Mts. Perret (1986) distinguished two species (though of *C. uzungwae* only one specimen is known), whereas we consider the chameleons involved to be conspecific. When more material becomes available the morphological differences between *B. oxyrhinum* from the Uzungwe Mts. (noted elsewhere in this paper) and the specimens from the Uluguru Mts. may eventually prove to be constant and justify a subspecific status. This does not, however, alter the closer affinity between the Uluguru and Uzungwe Mts. populations of chameleons with a flexible rostral appendage as compared with those of the Usambara Mts. and the Shimba Hills.

Acknowledgements

We would like to thank the following persons for making available for this study material from their collections: A. F. Stimson (BMNH), S. Louette (MRAC), J. Rosado (MCZ), R. Günther (ZMB), K. Klemmer (SMF), J. B. Rasmussen (ZMUC), H. W. Koepcke (ZMH) and U. Gruber (ZSM). We gratefully acknowledge W. Hartwig (ZFMK) for his donation of the specimen from the Shimba Hills and U. Bott for preparing the map and typing the text of this paper.

Zusammenfassung

Die Auswertung aller publizierten Informationen über *Bradypodion tenue* (Matschie, 1892) und die Untersuchung aller verfügbaren Sammlungsstücke ergaben, daß zwei Arten involviert sind: das eigentliche *B. tenue*, beschränkt auf die Usambara-Berge (Tansania) und die Shimba Hills (Erstnachweis für Kenia), und *B. oxyrhinum* n. sp. von den Uluguru- und Uzungwe-Bergen. Die zoogeographischen Beziehungen werden diskutiert.

Literature

Barbour, T. & A. Loveridge (1928): A comparative study of the herpetological faunae of the Uluguru and Usambara Mountains, Tanganyika Territory with description of new species. — Mem. Mus. comp. Zool. 50: 87—265.

Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. — Bonn. zool. Monogr. (in press).

Boettger, O. (1913): Reptilien und Amphibien von Madagascar, den Inseln und dem Festland Ostafrikas. In: Reise in Ostafrika 3, hrsg.: A. Voeltzkow, Stuttgart, 267—374.

Brygoo, E. R. (1971): Reptiles Sauriens Chamaeleonidae. Genre *Chamaeleo*. In: Faune de Madagascar 33: 1—318, ORSTOM & CNRS.

— (1978): Reptiles Sauriens Chamaeleonidae. Genre *Brookesia* et complément pour la genre *Chamaeleo*. In: Faune de Madagascar 47: 1—173, ORSTOM & CNRS.

Klaver, Ch. (1981): Lung-morphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. — Z. zool. Syst. Evolutionsf. 19: 36—58.

— & W. Böhme (1986): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. — Bonn. zool. Monogr. 22: 1—64.

Loveridge, A. (1924): Checklist of the reptiles recorded from the British Territories in East Africa. — J. E. Afr. nat. Hist. Soc. 3: 1—16.

— (1939): Scientific results of an expedition to rainforest regions in eastern Africa IX. Zoogeography and itinerary. — Bull. Mus. comp. Zool. 79: 479—539.

— (1957): Checklist of the reptiles and amphibians of East Africa (Uganda, Kenya, Tanganyika, Zambia). — Bull. Mus. comp. Zool. 117: 153—362.

Matschie, P. (1892): Über eine kleine Sammlung von Säugetieren und Reptilien, welche Herr L. Conradt aus Usambara (Deutsch-Ostafrika) heimgebracht hat. — Sber. Ges. naturf. Fr., Berlin 1892: 101—110.

Mertens, R. (1933): Die Reptilien der Madagascar-Expedition Prof. Dr. H. Bluntschlis. — Senckenbergiana 15: 260—274.

— (1966): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Chamaeleonidae. Das Tierreich 83: 1—37.

Monk, J. L. (1902): Remarks on some East-African chameleons. — The Zoologist 7 (81): 320—327.

Nieden, F. (1910): Verzeichnis der bei Amani in Deutschostafrika vorkommenden Reptilien und Amphibien. — Sber. Ges. naturf. Fr. Berlin 10: 41—452.

— (1913): Neues Verzeichnis der Kriechtiere (ausser den Schlangen) von Deutsch-Ostafrika, I, Reptilia. — Mitt. zool. Mus. Berlin 7: 51—100.

Perret, J. L. (1986): Révision des espèces africaines du genre *Cnemaspis* Strauch, sous-genre *Ancylodactylus* Müller (Lacertilia, Gekkonidae), avec la description de quatre espèces nouvelles. — Rev. suisse Zool. 93: 457—505.

Schmidt, K. P. (1919): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition 1909—1915: Part I. Turtles, Crocodiles, Lizards and Chamaeleons, with field notes by H. Lang and J. Chapin. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 39: 385—624.

Skelton-Bourgeois, M. (1961): Reptiles et Batrachiens d'Afrique orientale. — Rev. Zool. Bot. Afr. 63: 309—338.

Sternfeld, R. (1912): Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition, 1907—1908, IV, zool. II: 197—509.

Tornier, G. (1896): Reptilien und Amphibien (Kriechtiere). In: Deutsch-Ost-Afrika 3, I—XIII, hrsg.: K. Möbius, Berlin: 1—164.

— (1897): Reptilien und Amphibien. — Archiv Naturgesch. 63: 63—66.

— (1900): Neue Liste der Crocodile, Schildkröten und Eidechsen Deutsch-Ost-Afrikas. — Zool. Jb. Syst. 13: 579—618.

Werner, F. (1902): Prodromus einer Monographie der Chamäleonten. — Zool. Jb. Syst. 15: 295—460.

— (1911): Chamaeleontidae. — Das Tierreich 27: 1—52.

— (1913): Reptilien und Amphibien. In: Ergebnisse einer botanischen Forschungsreise nach Deutsch-Ostafrika und Südafrika (Kapland, Natal und Rhodesien), I, Hrsg.: J. Brunnthaler. — Denkschr. Akad. math.-naturw. Kl. Wien 88: 714—719.

Witte, G. F. de (1965): Les caméléons de l'Afrique centrale. — Ann. Mus. Roy. Afr. centr. Zool. 142: 1—215.

Drs. Ch. Klaver, University Library, State University Groningen, Postbus 559, NL-9700 AN Groningen, The Netherlands. — Priv.-Doz. Dr. W. Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1, Bundesrepublik Deutschland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 395—407	Bonn, November 1988

Die Anthicidae der Sammlung Johann Klapperich (Coleoptera)*

Gerhard Uhmann

Abstract. Anthicidae from the collection of Mr Johann Klapperich are handled. Three species are discribed as new: *Tomoderus bimaculatus* sp. n., from Taiwan, *Tomoderus klapperichi* sp. n. from Sumatra and *Formicomus klapperichi* sp. n. from Taiwan.

Key words. Coleoptera, Anthicidae, new records, new species.

Von seinen vielen Reisen brachte Herr Johann Klapperich auch eine große Anzahl von Anthiciden mit. Ein beträchtlicher Teil davon befindet sich in verschiedenen Museen. So wurde das im Naturkundemuseum in Budapest befindliche Material bereits 1985 behandelt. Die vorliegende Arbeit umfaßt den Teil der Sammlung Klapperich, der mir von ihm selbst zur Bestimmung gesandt wurde. Soweit nicht anders vermerkt, wurden alle Tiere von ihm gesammelt, oft gemeinsam mit seiner Gattin. Die Holotypen der neubeschriebenen Arten befinden sich z. Z. in der Sammlung Klapperich, Bonn, Paratypen in meiner Sammlung. Ich danke Herrn Klapperich für die großzügige Überlassung von Käfern; leider konnte er den Abschluß der Bestimmungsarbeit nicht mehr erleben.

Liste der Arten

Notoxus appendicinus Desbrochers, 1875
Türkei, Akakodscha, Schwarzes Meer, 20. 6. 1966, 3 ex.

Notoxus cucullatus Laferté, 1848
Südafrika, Letaba, Krüger Nationalpark, Prov. Transvaal, 18. 11. 1981, 1 ex. — Südafrika, Blydepoort, Prov. Natal, 20. 11. 1981, 1 ex. — Südafrika, Waterfal Bo, Prov. Transvaal, 24. 11. 1981, 1 ex.

Notoxus eximius Champion, 1890
Guatemala, Antigua, 30. 11. 1973, 7 ex.

Notoxus francevilleus Pic, 1895
Südafrika, Letaba, Krüger Nationalpark, Prov. Transvaal, 18. 11. 1981, 18 ex.

Notoxus hiltoni van Hille, 1961
Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 25. 10. 1981, 20 ex. — Südafrika, De Rust (Valley), Karoo, Cape prov., 29. 11. 1981, 15 ex.

Notoxus impressus Champion, 1890
Guatemala, Antigua, 30. 11. 1973, 4 ex.

Notoxus lunulifer Pic, 1894
Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 25. 10. 1981, 5 ex. — Südafrika, De Rust, (Valley), Karoo, Cape prov., 29. 11. 1981, 1 ex.

---

* 24. Beitrag zur Kenntnis der Anthicidae

Notoxus ornatus van Hille, 1971
Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 25. 10. 1981, 8 ex. — Südafrika, De Rust (Valley), Karoo, Cape prov., 29. 11. 1971, 5 ex.

Notoxus pentheri Pic, 1901
Südafrika, Letaba, Krüger Nationalpark, Prov. Transvaal, 18. 11. 1981, 2 ex.

Notoxus syriacus Laferté, 1848
Jordanien, Balae bei Tulkarem, 500 m, 27. 3. 1956, 1 ex.

Notoxus trifasciatus Rossi, 1794
Süd-Türkei, Antakya, 19. 5. 1966, 2 ex. — West-Türkei, Burgas am Marmara-Meer, 31. 5. 1966, 25 ex. — Türkei, Akakodscha, Schwarzes Meer, 20. 6. 1966, 42 ex. — Türkei, Anatolien, Ürgüp, 27. 6. 1966, 3 ex. — Süd-Türkei, Toros-Gebirge bei Adana, 28. 6. 1966, 9 ex.

Notoxus walteri van Hille, 1984
Südafrika, Letaba, Krüger Nationalpark, Prov. Transvaal, 18. 11. 1981, 2 ex. — Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 25. 10. 1981, 5 ex. — Südafrika, De Rust (Valley), Karoo, Cape prov., 29. 11. 1981, 1 ex.

Notoxus webbi van Hille, im Druck
Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 3 ex., det. Dr. van Hille.

Mecynotarsus truquii Marseul, 1879
Jordanien, Jordantal, — 380 m, am Toten Meer, 8. 7. 1964, 6 ex. — dto., 8. 11. 1964, 1 ex. — dto., 31. 7. 1964, 1 ex. — dto., 29. 9. 1965, 2 ex. — dto., — 390 m, 19. 9. 1966, 1 ex.

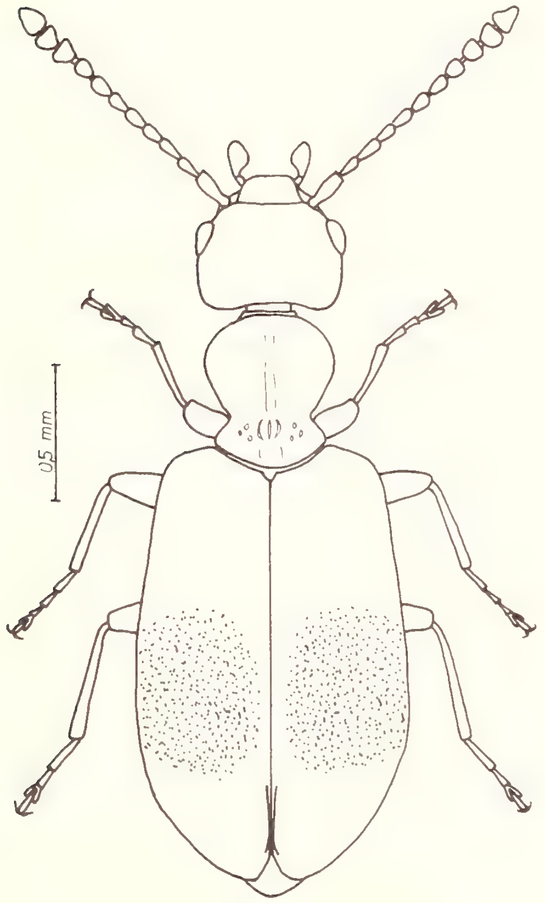


Abb. 1: *Tomoderus bimaculatus* sp. n., Habitus.

Tomoderus bimaculatus sp. n. (Abb. 1)
Holotypus: Taiwan, Alishan, 2400 m, 28. 4. 1977, ♀.
Paratypus: Wie Holotypus, aber 10. 6. 1977.
Derivatio nominis: Der Name soll auf die beiden großen Makeln auf den Flügeldecken hinweisen.

Maße: Länge 2,6 mm, größte Breite 1,0. Kopf 0,5 lang, 0,5 breit. Halsschild 0,6 lang, 0,5 breit. Flügeldecken 1,6 lang, 1,0 gemeinsam breit.
Färbung: Dunkelbraun, Flügeldecken etwas heller, mit schwarzbrauner Zeichnung.
Kopf: Glänzend. Äußerst fein und sehr verstreut punktiert. Behaarung braun, lang, mittelfein, in verschiedene Richtungen weisend. Dazwischen stehen sehr wenige Borsten.
Halsschild: Glänzend. Äußerst fein und verstreut punktiert. Im Eindruck grob gerunzelt. Behaarung braun, lang, mittelfein, vorwiegend zum Schildchen gerichtet, aber etwas unregelmäßig. Mittel-Längsfurche vorn scharf und tief, auch hinten sehr deutlich, aber nicht so scharf eingegraben.
Flügeldecken: Glänzend. Die groben Punkte stehen in Reihen, die sich hinter der dunklen Zeichnung auflösen, hier werden die Punkte feiner. Die Punkte stehen in den Reihen ziemlich dicht, der Abstand von Reihe zu Reihe ist etwas größer. Behaarung braun, lang, ziemlich kräftig, größtenteils nach hinten gerichtet, etwas abstehend. Einige Borsten stehen steil ab.
Beziehungen: Die vorliegende Art gehört in die Verwandtschaft von *T. donckieri* Pic, *T. sulcifer* Pic, *T. sulcicollis* Laferté, *T. trimaculatus* Pic. Sie unterscheidet sich von allen diesen Arten durch die viel kleineren Augen, die viel längeren Schläfen, durch den nach vorn gekrümmten Hinterkopf. *T. sulcifer* ist etwas kleiner, die drei anderen Arten sind beträchtlich kleiner.

Tomoderus brevis Champion, 1890
Guatemala, Tikal, Peten, 8. 12. 1973, 36 ex.

Tomoderus drescheri Krekich, 1930
Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 7. 7. 1983, 1 ex. — dto., 14. 7. 1983, 29 ex. — dto., 28. 7. 1983, 32 ex. — dto., 8. 8. 1983, 29 ex. — dto., 15. 8. 1983, 21 ex.

Tomoderus gestroi Pic, 1901
Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 7. 7. 1983, 1 ex. — dto., 19. 7. 1983, 9 ex. — dto., 28. 7. 1983, 18 ex. — dto., 8. 8. 1983, 18 ex. — dto., 15. 8. 1983, 21 ex.

Tomoderus klapperichi sp. n. (Abb. 2)

Holotypus: Sumatra, Prov. Aceh-Selatan, Babahrot, 100 m, 28. 7. 1983.
Paratypen: dto., 19. 7. 1983, 5 ex. — 28. 7. 1983, 9 ex. — 8. 8. 1983, 6 ex. — 15. 8. 1983, 7 ex.
Derivatio nominis: Diese auffällige Art möchte ich nach ihrem Entdecker, Herrn Johann Klapperich, benennen.
Maße: Länge 2,1 mm, größte Breite 0,7, Kopf 0,45 lang, über die Augen gemessen 0,5 breit. Halsschild 0,55 lang, 0,45 breit. Flügeldecken 1,1 lang, 0,7 gemeinsam breit.
Färbung: Braun, Fühler und Beine heller, Augen schwarz.
Kopf: Glänzend. Sehr fein und verstreut punktiert. Behaarung bräunlich, fein, fast anliegend, in verschiedene Richtungen weisend. Nur einzeln stehen Borsten steil ab.
Halsschild: Glänzend. Sehr fein und verstreut punktiert. Der tiefe Eindruck ist im Grund kräftig gerunzelt. Behaarung unauffällig, fast anliegend, nach hinten gerichtet. Einige sehr kräftige, lange Borsten stehen steil ab. Mittel-Längsfurche vorn sehr scharf und ziemlich tief eingegraben, hinten nur sehr schwach ausgebildet.
Flügeldecken: Glänzend. An der Basis kräftig punktiert, Zwischenräume etwa so groß wie die Punkte. Dahinter sehr grob punktiert, Zwischenräume kleiner als die

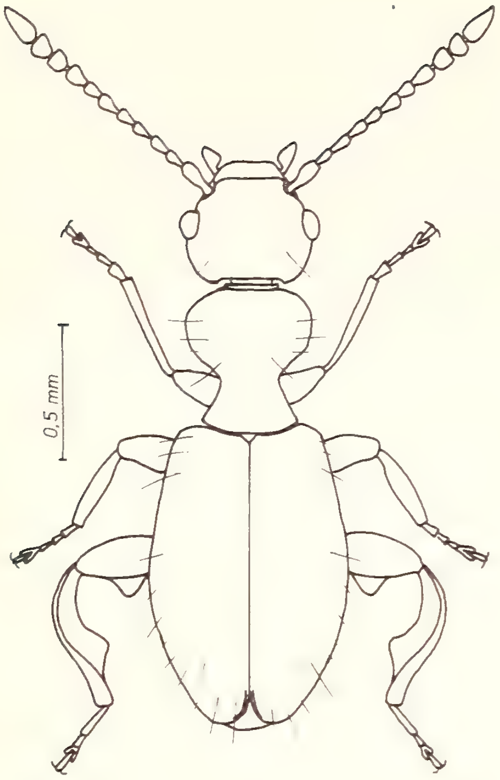


Abb. 2: *Tomoderus klapperichi* sp. n., Habitus ♂.

Punkte. Zur Spitze feiner punktiert, Zwischenräume größer als die Punkte, schwach chagriniert. Behaarung braun, kräftig, lang, etwas abstehend, nach hinten gerichtet. Einige kräftige, lange Borsten stehen steil ab. Die Weibchen haben einfache Hinterschienen.

Beziehungen: Gehört wegen der Gestalt der Hinterschienen der Männchen in die Verwandtschaft von *T. tibialis* Uhmann, *T. fortepunctatus* Uhmann, *T. humeralis* Uhmann und *T. loeblianus* Uhmann, aber durch den großen Zahn an den Hinterschenkeln der Männchen von allen anderen Arten zu unterscheiden.

Pseudotomoderus compressicollis (Motschulsky, 1839)
Süd-Türkei, Ephes, 2. 5. 1967, 1 ex.

Pseudotomoderus compressicollis (Motschulsky) ssp. ***strangulatus*** Pic, 1952
Sierra Leone, WA, Mambolo, 50 m, 22. 11. 1979, 1 ex.

Formicomus armatus Boheman, 1858
Indonesien, Sumatra, Paya Laot bei Menlaboh, 100 m, 2. 7. 1983, 1 ex. — Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 15. 8. 1983, 1 ex.

Formicomus bechineyi van Hille, 1979
Sierra Leone, WA, Lester Park bei Freetown, 21. 1. 1979, 8 ex. — Sierra Leone, WA, Guma Montain, 500 m, 25. 1. 1979, 3 ex. — Sierra Leone, WA, Guma Montain, 500 m, 5. 2. 1979, 1 ex. — Sierra Leone, WA, Lester Peak bei Freetown, 9. 2. 1979, 2 ex.

Formicomus braminus Laferté, 1848
Thailand, Ayuthaya nördl. Bangkok, 24. 3. 1977, 8 ex.

Formicomus cyanopterus Laferté, 1848
Jordanien, Kleat, oberes Jordantal, — 200 m, 15. 2. 1963, 19 ex. — Jordantal, am Toten Meer, — 380 m, 1. 7. 1964, 5 ex. — dto., 31. 7. 1964, 1 ex. — dto., 26. 2. 1965, 1 ex. — dto., 19. 9. 1966, — 390 m, 1 ex. — Akaba, 19. 9. 1968, 1 ex.

Formicomus griseofasciatus Pic, 1920
Sierra Leone, WA, Mambolo, 50 m, 22. 1. 1979, 2 ex.

Formicomus ionicus Laferté, 1848
Jordanien, Amman, 800 m, 8. 4. 1956, 1 ex. — Wadi Schaib, 13. 4. 1956, 5 ex. — Wadi Sir bei Amman, 600 m, 6. 7. 1956, 6 ex. — Tulkarem, 200 m, 10. 7. 1956, 2 ex. — Fuhes bei Amman, 3. 8. 1956, 6 ex. — Wald bei Jerash, 600 m, 11. 8. 1956, 1 ex. — Wadi Schaib, 200 m, 12. 9. 1956, 3 ex. — Deh Been, 5. 10. 1956, 5 ex. — Fuhes, nördl. Amman, 14. 10. 1956, 2 ex. — Wadi Schaib, 200 m, 17. 10. 1956, 25 ex. — Wadi Schaib, 200 m, 8. 3. 1957, 1 ex. — ohne Fundort, 21. 6. 1957, 1 ex. — Kleat, — 200 m, oberes Jordantal, 15. 2. 1963, 16 ex. — dto., 28. 2. 1963, 1 ex. — Irbid, 1. 12. 1964, 3 ex. — Wadi Sir bei Amman, 30. 6. 1966, 1 ex. Türkei, Umg. von Aydin, 27. 4. 1967, 2 ex. — Bergama, 29. 4. 1967, 7 ex. — Jeni-Hisar, 30. 4. 1967, 14 ex. — Ephes, 2. 5. 1967, 32 ex.

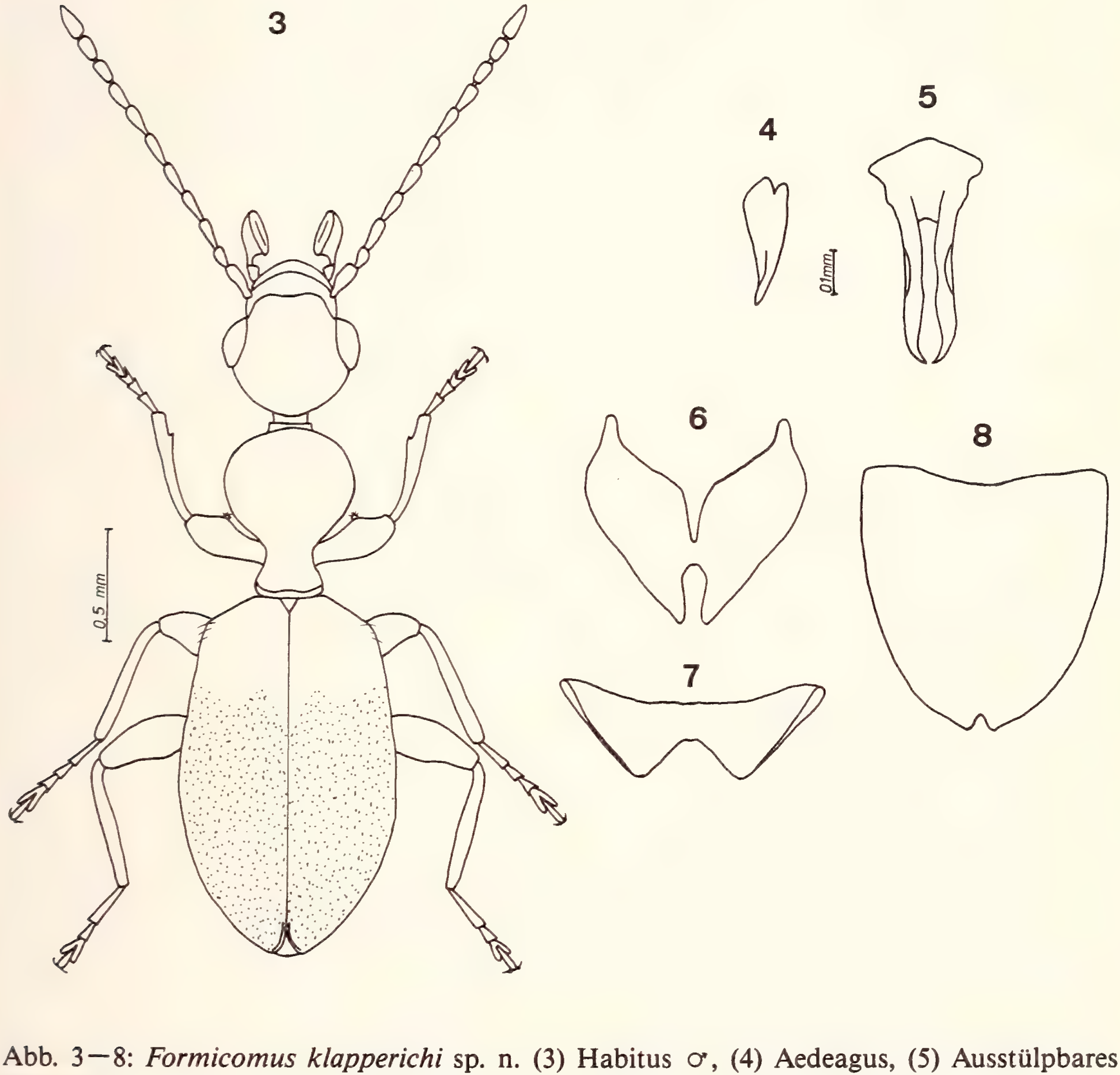


Abb. 3—8: *Formicomus klapperichi* sp. n. (3) Habitus ♂, (4) Aedeagus, (5) Ausstülpbares Sternit, (6) Vorletztes Tergit, (7) Letztes sichtbares Sternit, (8) Letztes Tergit.

Formicomus klapperichi sp. n. (Abb. 3—8)

Holotypus: Taiwan, Shanmei, 600 m, 2. 5. 1977.

Paratypen: dto., 5 ex., dto., 23. 5. 1977, 3 ex. — Taiwan, Wulai bei Taipeh, 200 m, 5. 4. 1977, 1 ex.

Derivatio nominis: Auch diese Art möchte ich nach ihrem Entdecker benennen.
Maße: Länge 3,1 mm, größte Breite 1,0, Kopf 0,7 lang, über die Augen gemessen 0,6 breit. Halsschild 0,8 lang, 0,5 breit. Flügeldecken 1,6 lang, 1,0 gemeinsam breit.
Färbung: Hellbraun, Kopf wenig dunkler, Augen schwarz, Hinterbeine etwas dunkler als Mittel- und Vorderbeine. Flügeldecken hinten dunkelbraun. Fühler zur Spitze etwas dunkler.
Kopf: Sehr glänzend. Mit nur wenigen feinen Punkten besetzt. Behaarung sehr spärlich, hellbraun, fein, ziemlich lang, in verschiedene Richtungen weisend. Mit nur einzelnen abstehenden Borsten.
Halsschild: Sehr glänzend. Vorn sehr verstreut, fein, etwas raspelartig punktiert. In der hinteren Hälfte mit mittelgroßen, flachen Nabelpunkten. Zwischenräume chagriniert. Behaarung schütter, hellbraun, fein, ziemlich lang, nach hinten gerichtet.
Flügeldecken: Sehr glänzend. Sehr verstreut, ziemlich fein punktiert. Behaarung sehr spärlich, hellbraun, fein, lang, nach hinten gerichtet, ohne längere Borsten.
Beine kräftig behaart und beborstet.
Beziehungen: Diese Art gehört in die Verwandtschaft mit *F. basalis* Krekich und *F. puerulus* Laferté. Sie unterscheidet sich unter anderem durch die großen Endglieder der Kiefertaster, die in der Mitte längs gefurcht sind. Von *F. basalis* auch durch die anders geformten Hinterleibsegmente. Da die einzige Type, die ich bisher von *F. puerulus* Laferté sah, ein Weibchen ist, kann ich die Segmente der beiden Arten nicht vergleichen.

Formicomus longispinus Pic, 1912
Thailand, Ayuthaya nördl. Bangkok, 24. 3. 1977, 6 ex.

Formicomus mandarinus Boheman, 1858
Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 15. 8. 1983, 1 ex.

Formicomus nadari Pic, 1893
Jordanien, 313 ex. von verschiedenen Fundorten.

Formicomus nemrod Laferté, 1848
Jordanien, Jemini bei Akaba, 22. 10. 1966, 2 ex.

Formicomus ninus Laferté, 1848
Süd-Türkei, Jeni-Hisar, 30. 4. 1967, 1 ex.

Formicomus pedestris (Rossi, 1790)
Türkei, Aband, 1300 m, 18. 6. 1956, 31 ex. — Umgebung von Karacabey, 30. 5. 1966, 1 ex. — Aband, 1300 m, 1. 8. 1965, 2 ex. — Aband, 1200 m, 6. 6. 1966, 4 ex. — Akakodscha, 20. 6. 1966, Schwarzes Meer, 3 ex. — Iran, Schalawtal, Elbursgebirge, 900 m, 30. 9. 1960, 11 ex.

Formicomus praetor Laferté, 1848
Thailand, Ayuthaya nördl. Bangkok, 24. 3. 1977, 35 ex.

Formicomus sauteri Pic, 1912
Taiwan, Shanmei, 600 m, 2. 5. 1977, 1 ex. — dto., 23. 5. 1977, 8 ex.

Formicomus serdangus Marseul, 1884
Indonesien, Sumatra, Paya Laot, bei Menlabah, 100 m, 2. 7. 1983, 3 ex. — Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 7. 7. 1983, 1 ex. — dto., 28. 7. 1983, 1 ex. — dto., 8. 8. 1983, 4 ex.

Anthelephilus imperator Laferté, 1848
Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 7. 7. 1983, 3 ex. — China, Fukien, Kuatun, 10. 5. 1946, 1 ex., leg. Tschung sen.

Leptaleus glabellus (Truqui, 1855)
Jordanien, Kleat, — 200 m, oberes Jordantal, 15. 2. 1963, 1 ex. — Ost-Jordanien, Wadi Schaib, — 50 m, 3. 2. 1965, 1 ex.

Leptaleus monstrosicornis (Marseul, 1876)
Taiwan, Fenchihu, 1400 m, 15. 4. 1977, 1 ex. — dto., 20. 5. 1977, 1 ex. — dto., 30. 4. 1977, 1 ex.

Leptaleus asiaticus (Pic, 1907)
Taiwan, Fenchihu, 1400 m, 10. 4. 1977, 5 ex. — dto., 11. 4. 1977, 1 ex. — dto., 15. 4. 1977, 4 ex. — dto., 23. 4. 1977, 9 ex. — dto., 30. 4. 1977, 8 ex. — dto., 10. 5. 1977, 5 ex. — dto., 14. 5. 1977, 2 ex. — dto., 30. 5. 1977, 3 ex. — dto., 13. 6. 1977, 4 ex. — Taiwan, Alishan, 2400 m, 10. 6. 1977, 1 ex.

Pseudoleptaleus basituberculatus Pic
Die Beschreibung dieser Art ist mir nicht bekannt. Ich sah im Naturkundemuseum Paris ein von Pic mit diesem Namen versehenes Tier, das mit der vorliegenden Serie übereinstimmt. Es läßt sich vorläufig nicht klären, ob und wo die Art beschrieben worden ist.
Indonesien, Sumatra, Palan Kayn, 10 m, 1. 7. 1983, 14 ex.

Pseudoleptaleus bidentatus (Pic, 1901)
Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 28. 7. 1983, 35 ex. — dto., 8. 8. 1983, 34 ex. — dto., 15. 8. 1983, 44 ex. — dto., 19. 7. 1983, 28 ex.

Pseudoleptaleus inflatipes (Pic, 1894)
Sierra Leone, WA, Lester Peak bei Freetown, 21. 1. 1979, 6 ex. — Sierra Leone, Guma Mountain, 5. 2. 1979, 5 ex.

Pseudoleptaleus inhumeralis (Pic, 1898)
Sierra Leone, Guma Mountain, 5. 2. 1979, 2 ex.

Pseudoleptaleus trigibber (Marseul, 1876)
Taiwan, Fenchihu, 1400 m, 10. 4. 1977, 5 ex. — dto., 11. 4. 1977, 36 ex. — dto., 23. 4. 1977, 39 ex. — dto., 30. 4. 1977, 38 ex. — dto., 8. 5. 1977, 23 ex. — dto., 10. 5. 1977, 17 ex. — dto., 14. 5. 1977, 5 ex. — dto., 20. 5. 1977, 74 ex. — dto., 30. 5. 1977, 45 ex. — dto., 3. 6. 1977, 9 ex. — dto., 13. 6. 1977, 26 ex. — Taiwan, Shanmei, 600 m, 2. 5. 1977, 1 ex.

Stenidius femoralis (Desbrochers, 1875)
Jordanien, Amman, 800 m, 18. 2. 1957, 1 ex. — Zerkatal bei Romana, 28. 12. 1962, 1 ex. — Wadi el Kelt, 12. 2. 1965, 1 ex. — dto., 5. 3. 1965, 1 ex. — Wadi Sir, 10. 12. 1967, 1 ex. — Jerash, 11. 3. 1968, 1 ex. — Schaubal, 22. 4. 1969, 1 ex.

Stenidius tenuipes (Laferté, 1848)
Jordanien, Fuhes nördl. Amman, 4. 10. 1956, 1 ex. — Wadi Sir, 28. 4. 1968, 35 ex. — Amman, 18. 4. 1969, 3 ex.

Cyclodinus bicarinula (Marseul, 1879)
Jordanien, Oase Azrak, 500 m, 16. 4. 1956, 3 ex. — Jerash, 4. 4. 1968, 3 ex. — Türkei, Samandag bei Antakya, 20. 5. 1966, 2 ex. — Jeni-Hisar, 30. 4. 1967, 2 ex. — Priene, 1. 5. 1967, 2 ex.

Cyclodinus bremei (Laferté, 1842)
Jordanien, Oase Azrak, 500 m, 2. 5. 1956, 1 ex. — Jordanien, Kleat, oberes Jordantal, — 200 m, 15. 2. 1963, 1 ex.

Cyclodinus constrictus (Curtis, 1838)
Süd-Jordanien, Wüste bei Katrana, 31. 1. 1965, 1 ex. — Süd-Türkei, Ephes, 2. 5. 1967, 2 ex.

Cyclodinus constrictus (Curtis) var. *lameyi* Marseul, 1879
Süd-Jordanien, Wüste bei Katrana, 31. 1. 1965, 2 ex.

Cyclodinus debilis (Laferté, 1848)
Sudan, Port Sudan, 13. 4. 1952, 10 ex. — Jordanien, Jordantal, — 380 m, Totes Meer, 7. 10. 1956, 1 ex. — dto., 1. 7. 1964, 9 ex. — dto., 8. 7. 1964, 16 ex. — 19. 9. 1966, 2 ex.

Cyclodinus erro (Truqui, 1855)
Jordanien, Oase Azrak, 500 m, 16. 4. 1956, 2 ex.

Cyclodinus ustulatus (Laferté, 1848)
Jordanien, Wadi Schaib, 500 m, 24. 2. 1956, 1 ex.

Cyclodinus villosulus (Truqui, 1855)
Jordanien, Totes Meer, 350 m u. M., 17. 5. 1957, 4 ex. — Jordantal, — 380 m, am Toten Meer, 7. 5. 1964, 2 ex. — dto., 1. 7. 1964, 13 ex. — dto., 8. 7. 1964, 2 ex. — dto., 31. 7. 1964, 1 ex. — Wadi el Keit, 16. 4. 1965, 1 ex. — Ost-Jordantal, Totes Meer, — 390 m, 29. 2. 1965, 5 ex. — dto., 19. 9. 1966, 1 ex. — Cumrana am Toten Meer, 7. 1. 1967, 1 ex.

Spiniferes dentatus (Pic, 1895)
Süd-Türkei, Priene, 1. 5. 1967, 2 ex.

Omonadus bottegoi (Pic, 1895)
Sierra Leone, WA, Mambolo, 500 m, 22. 1. 1979, 1 ex. — Sierra Leone, Guma Mountain, 500 m, 5. 2. 1979, 1 ex.

Omonadus confucii (Marseul, 1876)
Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 7. 7. 1983, 2 ex.

Omonadus floralis (Linné, 1758)
Jordanien, Deh Been, 29. 5. 1957, 6 ex. — Deh Been bei Jerash, 13. 6. 1963, 1 ex. — Umgebung von Irbid, 27. 2. 1964, 1 ex. — Deh Been bei Jerash, 12. 6. 1964, 6 ex. — Jordantal, am Toten Meer, — 380 m, 8. 7. 1964, 3 ex. — Zerkatal bei Romana, 24. 11. 1965, 1 ex. — Romana, 18. 11. 1966, 1 ex. — dto., 5. 11. 1966, 1 ex. — ohne Fundort, 7. 11. 1971, 2 ex. — Republica Dominicana, La Vega, Cubao, 16. 9. 1973, 1 ex. — dto., 21. 10. 1973, 1 ex. — Republica Dominicana, St. Domingo, 15. 1. 1976, 1 ex.

Omonadus formicarius (Goeze, 1777)
Jordanien, Wadi Wala südl. Madaba, 31. 5. 1957, 3 ex. — Wadi el Kelt, 22. 3. 1966, 1 ex. — Jemini bei Akaba, 19. 11. 1966, 2 ex. — Wadi el Kelt, 31. 3. 1967, 1 ex. — Amman, 7. 9. 1967, 2 ex. — Amman, 22. 10. 1967, 1 ex. — Jerash, 4. 10. 1968, 1 ex.
Türkei, Antakya, 19. 5. 1966, 1 ex. — Rhaghani bei Antakya, 20. 4. 1967, 1 ex.

Stricticomus modestus (Laferté, 1848)
Jordanien, Jordantal, — 380 m, am Toten Meer, 9. 7. 1964, 5 ex. — dto., 8. 7. 1964, 68 ex.

Stricticomus nigrocyanellus (Marseul, 1876)
China, Fukien, Kuatun, 28. 4. 1946, 328 ex., leg. Tschung sen — dto., 6. 6. 1946, 1 ex. — dto., 25. 4. 1946, 7 ex. — dto., 10. 5. 1946, 1 ex. — dto., 12. 4. 1946, 11 ex. — dto., 23. 4. 1946, 1 ex. — dto., 12. 7. 1946, 1 ex.

Stricticomus ophthalmicus (Rottenberg, 1870)
Süd-Jordanien, Jemini bei Akaba, 19. 11. 1956, 1 ex.

Stricticomus tobias (Marseul, 1879)
Dominikanische Republik, St. Domingo, 14. 5. 1973, 1 ex.

Hirticomus hispidus (Rossi, 1792)
Jordanien, Wadi Wala südl. Madaba, 31. 5. 1957, 1 ex. — Jordanien, Jordantal, am Toten Meer, — 380 m, 1. 7. 1964, 1 ex. — Jordanien, Amman, 17. 8. 1967, 3 ex. — dto., 7. 9. 1967, 1 ex. — dto., 29. 6. 1968, 1 ex. — dto., 12. 7. 1968, 2 ex. — Jordanien, Azrak, 19. 7. 1968, 6 ex. — Iran, Imam Sadeh, Demarant-Gebiet, 2300 m, 1. 4. 1962, 1 ex.

Anthicus antherinus (Linné, 1761)
Türkei, Samandag bei Antakya, 20. 5. 1966, 42 ex. — Türkei, Paß vor Bolu, 5. 6. 1966, 1 ex. — Türkei, Abaud, 1200 m, 6. 6. 1966, 1 ex. — Türkei, Jeni-Hisar, 30. 4. 1967, 1 ex.

Anthicus antilleorum Werner, 1983
Republica Dominicana, Bari, 19. 1. 1974, 8 ex.

Anthicus crinitus Laferté, 1848
Jordanien, Jordantal, am Toten Meer, — 380 m, 1. 7. 1964, 6 ex. — dto., 8. 7. 1964, 13 ex. — dto., 19. 9. 1966, 3 ex. — dto., 7. 10. 1966, 1 ex. — Romana, 5. 11. 1966, 1 ex. — Amman,

7. 9. 1967, 1 ex. — Wadi Dleid, 10. 7. 1968, 1 ex. — Akaba, 19. 9. 1968, 6 ex. — Akaba, 15. 11. 1968, 1 ex.

Anthicus euphraticus Laferté, 1848
Iran, Laschkarat-Tal, Elbursgebirge, 700 m, 19. 3. 1962, 2 ex. — Jordanien, Haman al Sarah, 3. 4. 1964, 2 ex. — ohne Fundort, 26. 8. 1964, 11 ex. — Wüste bei Katrana, 31. 1. 1965, 10 ex. — Romana, 5. 11. 1966, Moushata, 5. 11. 1968, 1 ex. — Katrana, 15. 2. 1968, 1 ex. — Quasr Quarana, 5. 4. 1968, 1 ex. — Schaubak, 3. 5. 1968, 1 ex. — Wadi Dleil, 19. 12. 1968, 5 ex.

Anthicus fuscicornis Laferté, 1848
Süd-Türkei, Toros-Gebirge bei Adana, 28. 6. 1966, 1 ex. Die Bestimmung dieses Tieres ist nicht ganz sicher, weil es sich um ein einzelnes Weibchen handelt.

Anthicus laeviceps Baudi, 1877
Türkei, Akakodscha, Schwarzes Meer, 20. 6. 1966, 1 ex. — Ost-Jordanien, Azrak, 19. 7. 1968, 1 ex.

Anthicus luteipes Marseul, 1879
Jordanien, Amman, 800 m, 18. 2. 1957, 10 ex. — Arda Road, 700 m, 5. 4. 1957, 1 ex. — Amman, 800 m, 6. 4. 1957, 2 ex. — Arda Road, 700 m, 14. 6. 1957, 5 ex. — Amman, 25. 12. 1962, 23 ex. — Deh Been bei Jerash, 13. 6. 1963, 20 ex. — dto., 12. 6. 1964, 18 ex. — Jerash, 11. 3. 1968, 1 ex.

Anthicus morogorensis Pic, 1900
Südafrika, Cathedral Peak, Drakensberg, Prov. Natal, 6. 11. 1981, 1 ex.

Anthicus niger Olivier, 1811
Jordanien, Fuhes nördl. Amman, 14. 10. 1956, 1 ex. — Deh Been bei Jerash, 31. 5. 1963, 1 ex. — dto., 13. 6. 1963, 1 ex. — dto., 12. 6. 1964, 1 ex. — Judäisches Gebirge, 400 m, 29. 1. 1965, 1 ex. — Wadi el Kelt, 5. 3. 1965, 1 ex. — dto., 16. 4. 1965, 1 ex. — Zerkatal bei Romana, 2. 9. 1966, 1 ex. — Schrubak, 3. 3. 1968, 1 ex. — Tafile, 11. 5. 1968, 1 ex. — dto., 21. 7. 1968, 33 ex., Deh Been bei Jerash, 7. 7. 1977, 1 ex.

Anthicus theryi Pic, 1892
Jordanien, Oase Azrak, 500 m, 16. 4. 1956, 3 ex.

Anthicus tristis Schmidt, 1842
Iran, Imam Sadeh, Demarant-Gebiet, Elbursgebirge, 1. 4. 1962, 12 ex. — Süd-Jordanien, Schaubak, 3. 5. 1968, 3 ex. — dto., 17. 5. 1968, 6 ex. — dto., 22. 4. 1969, 1 ex.

Anthicus tristis Schmidt var. *discrepans* Krekich, 1928
Jordanien, Amman, 7. 9. 1967, 1 ex. — Amman, 26. 2. 1868, 1 ex. — Schaubak, 17. 5. 1968, 1 ex. — Wadi Dleil, 10. 7. 1968, 2 ex. — Azrak, 19. 7. 1968, 4 ex. — Azrak, 23. 8. 1968, 1 ex. — Wadi Wala, 7. 1. 1970, 2 ex. Libanon, Chalde, südl. Beirut, 2. 10. 1969, 1 ex.

Acanthinus quinquemaculatus (Laferté, 1848)
Republica Dominicana, St. Domingo, 14. 5. 1973, 1 ex. — San Cristobal, 20. 1. 1973, 8 ex. — Cordillera central, 21. 1. 1974, 1 ex. — dto., 27. 2. 1974, 3 ex. — Sabanota, 13. 3. 1974, 1 ex. — San Cristobal, 13. 6. 1974, 1 ex.

Ischyropalpus asphaltinus (Champion, 1890)
Guatemala, Panajachel, 4. 12. 1973, 103 ex.

Ischyropalpus bactrianus (Champion, 1890)
Guatemala, Panajachel, 4. 12. 1973, 4 ex.

Vacusus vicinus (Laferté, 1848)
ohne Fundort, 2. 11. 1971, 25 ex. — Republica Dominicana, La Vega Cibao, 16. 9. 1973, 5 ex. — dto., 14. 10. 1973, 1 ex. — dto., 21. 10. 1973, 1 ex. — Bani, 4. 11. 1973, 4 ex. — San Cristobal, 30. 11. 1973, 1 ex. — Azua, 9. 1. 1974, 2 ex. — Bani, 19. 1. 1974, 4 ex. — Boca Chica, 14. 2. 1974, 3 ex. — dto., 18. 5. 1974, 2 ex.

Clavicomus gigas (Pic, 1907)
Süd-Türkei, Priene, 1. 5. 1967, 3 ex. — Ephes, 2. 5. 1967, 44 ex.

Clavicomus manifestus (Pic, 1907)
Taiwan, Fenchihu, 1400 m, 10. 4. 1977, 1 ex. — dto., 30. 4. 1977, 2 ex.

Clavicomus piceus (Laferté, 1848)
Taiwan, Fenchihu, 1400 m, 10. 4. 1977, 9 ex. — dto., 11. 4. 1977, 1 ex. — dto., 15. 4. 1977, 4 ex. — dto., 30. 4. 1977, 7 ex. — dto., 8. 5. 1977, 2 ex. — dto., 10. 5. 1977, 2 ex. — dto., 14. 5. 1977, 3 ex. — dto., 30. 5. 1977, 5 ex. — dto., 3. 6. 1977, 1 ex. — 13. 6. 1977, 4 ex. — Alishan, 2400 m, 28. 4. 1977, 90 ex. — dto., 10. 6. 1977, 37 ex. — Shanmei, 600 m, 2. 5. 1977, 6 ex. — dto., 23. 5. 1977, 8 ex.

Clavicomus sinensis (Pic, 1907)
China, Fukien, Kuatun, leg. Tschung sen, 8. 1. 1946, 60 ex. — dto., 26. 3. 1946, 32 ex. — dto., 12. 4. 1946, 70 ex. — dto., 25. 4. 1946, 25 ex. — dto., 10. 5. 1946, 16 ex. — dto., 23. 4. 1946, 20 ex. — dto., 12. 7. 1946, 17 ex. — dto., 20. 7. 1946, 25 ex. — dto., 5. 6. 1946, 7 ex. — dto., 6. 6. 1946, 2 ex. — dto., 5. 4. 1946, 860 ex. — dto., 23. 4. 1946, 220 ex. — dto., 26. 3. 1946, 100 ex.

Sapintus oceanicus (Laferté, 1848)
Südafrika, St. Lucia, 10 m, Prov. Natal, 25. 10. 1981, 5 ex.

Sapintus opaciceps (Pic, 1900)
Sierra Leone, WA, Mambolo, 50 m, 22. 1. 1979, 2 ex. — Sierra Leone, WA, Guma Mountain, 5. 2. 1979, 2 ex.

Sapintus sinuatipes (Pic, 1901)
Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 15. 7. 1983, 1 ex. — dto., 28. 7. 1983, 2 ex. — dto., 8. 8. 1983, 8 ex.

Sapintus sodalis (Pic, 1895)
Indonesien, Sumatra, Pulau Kayu, 10 m, 1. 7. 1983, 3 ex.

Sapintus teapensis (Champion, 1890)
Südliche Dominikanische Republik, Sabanota, 13. 3. 1974, 1 ex.

Microhoria kaifensis (Pic, 1896)
Jordanien, Wald bei Jerash, 600 m, 1. 5. 1957, 1 ex. — Zerkatal bei Romana, 28. 2. 1963, 2 ex. — Deh Been bei Jerash, 12. 4. 1963, 1 ex. — Wadi el Kelt, 26. 3. 1965, 1 ex. — Wadi Sir, 28. 4. 1968, 1 ex. — Nördlicher Libanon, Tripoli, 11. 4. 1964, 4 ex.

Microhoria latipennis (Pic, 1892)
Jordanien, Wadi Schaib, 500 m, 24. 2. 1956, 14 ex. — Masra, Totes Meer, —290 m, 16. 3. 1965, 4 ex. — Jordantal, —250 m, 24. 3. 1956, 53 ex. — Wadi Schaib, 500 m, 8. 3. 1957, 12 ex. — Arda Road, 100 m, 17. 3. 1957, 1 ex. — Wadi el Kelt, 26. 3. 1965, 2 ex. — Petra, 400 m, 30. 3. 1957, 7 ex. — Wadi Hassan, 300 m, 31. 3. 1957, 5 ex. — Petra, 600 m, 2. 5. 1964, 6 ex. — dto., 13. 5. 1964, 2 ex. — Deh Been bei Jerash, 29. 5. 1964, 1 ex. — dto., 12. 6. 1964, 1 ex. — Wadi el Kelt, 12. 2. 1965, 1 ex. — dto., 5. 3. 1965, 19 ex. — dto., 26. 3. 1965, 17 ex. — dto., 25. 3. 1965, 2 ex. — Abu Musa, Jordantal, 24. 3. 1967, 1 ex. — Wadi el Kelt, 31. 3. 1967, 52 ex. — Katrana, 10. 4. 1967, 1 ex., — Wadi Mujib, 28. 3. 1969, 1 ex. — Petra, 21. 4. 1969, 1 ex. — Türkei, Toros-Gebirge, 22. 5. 1966, 7 ex. — Umgebung von Bursa, 1. 6. 1966, 1 ex. — Pamukkale bei Denizi, 26. 4. 1967, 32 ex. — Priene, 1. 5. 1967, 19 ex. — Ephes, 2. 5. 1967, 12 ex. — Belen, 30. 4. 1969, 1 ex.

Microhoria quadraticeps (Desbrochers, 1875)
Süd-Jordanien, Petra, 600 m, 2. 5. 1964, 1 ex. — dto., 13. 5. 1964, 1 ex. — dto., 21. 4. 1969, 1 ex.

Microhoria terminata (Schmidt, 1842)
Türkei, Akakodscha, Schwarzes Meer, 20. 6. 1966, 99 ex.

Aulacoderus albitarsis (Laferté. 1848)
Südafrika, De Rust (Valley), Karoo, Cape Prov., 29. 11. 1981, 292 ex. — Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 123 ex.

Aulacoderus bicoloritarsis (Pic, 1948)
Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 25. 10. 1981, 3 ex. — De Rust (Valley), Karoo, Cape Prov., 29. 11. 1981, 2 ex.

Aulacoderus bilineatus (van Hille, 1984)
Südafrika, De Rust (Valley), Karoo, Cape Prov., 29. 11. 1981, 31 ex. — Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 10 m, 25. 10. 1981, 50 ex.

Aulacoderus bisbimaculatus (van Hille, 1984)
Südafrika, Cathedral Peak, Drakensberg, Prov. Natal., 6. 11. 1981, 1 ex. — Golden Gate Park, Drakensberg, Prov. Natal, 8. 11. 1981, 1 ex. — De Rust (Valley), Karoo, 29. 11. 1981, 1 ex.

Aulacoderus coarcticollis (Baudi, 1881)
Süd-Jordanien, Wadi el Yutum nördl. Quweira, 24. 4. 1964, 1 ex.

Aulacoderus erratus (van Hille, 1984)
Südafrika, Waterfal Bo, Prov. Transvaal, 24. 11. 1981, 6 ex.

Aulacoderus flavopictus (Laferté, 1848)
Südafrika, Orange Freestate, Hopetown, 28. 11. 1981, 3 ex.

Aulacoderus gessi (van Hille, 1984)
Südafrika, Cathedral Peak, Drakensberg, Prov. Natal, 6. 11. 1981, 1 ex. — Golden Gate Park, Drakensberg, Prov. Natal, 8. 11. 1981, 1 ex. — Plydepoort, Drakensberg, Prov. Natal, 20. 11. 1981, 4 ex. — Waterfal Bo, Prov. Transvaal, 24. 11. 1981, 3 ex.

Aulacoderus munroi (van Hille, 1984)
Südafrika, Waterfal Bo, Prov. Transvaal, 24. 11. 1981, 12 ex.

Aulacoderus perfuscus (van Hille, 1984)
Südafrika, Cathedral Peak, Drakensberg, Prov. Natal. 6. 11. 1981, 6 ex. — Golden Gate Park, Prov. Natal, 8. 11. 1981, 2 ex. — Blydepoort, Prov. Natal, 20. 11. 1981, 2 ex.

Aulacoderus peyroni (Pic, 1900)
Jordanien, Arda Road, 700 m, 14. 6. 1957, 1 ex. — dto., 17. 7. 1964, 2 ex. - ohne Fundort, 21. 6. 1957, 1 ex. — Deh Been bei Jerash, 14. 8. 1964, 1 ex. — Zerkatal bei Romana, 19. 8. 1966, 17 ex. — dto., 5. 9. 1966, 9 ex.

Aulacoderus poweri (van Hille, 1961)
Südafrika, Orange Freestate, Hopetown, 28. 11. 1981, 4 ex.

Aulacoderus quietus (van Hille, 1984)
Südafrika, Prov. Natal, Blydepoort, 20. 10. 1981, 8 ex.

Aulacoderus robustissimus (Pic, 1913)
Südafrika, Waterfal Bo, Prov. Transvaal, 24. 11. 1981, 62 ex. — Blydepoort, Prov. Natal, 20. 11. 1981, 54 ex.

Aulacoderus rotundipennis (Pic, 1895)
Südafrika, St. Lucia, Prov. Natal, 25. 10. 1981, 6 ex. — De Rust (Valley) Karoo, Cape Prov., 29. 11. 1981, 2 ex.

Aulacoderus spinithorax (van Hille, 1984)
Südafrika, Blydepoort, Prov. Natal, 20. 11. 1981, 11 ex.

Aulacoderus sulcicollis (Pic, 1895)
Iran, Karaj bei Teheran, 1200 m, 23. 6. 1960, 1 ex. — Süd-Jordanien, Lissan am Toten Meer, 21. 4. 1963, 11 ex. — Petra, 7. 5. 1968, 1 ex. — dto., 31. 5. 1968, 2 ex.

Aulacoderus sulcithorax (Desbrochers, 1875)
Jordanien, Deh Been, 19. 6. 1956, 9 ex. — Wadi Sir bei Amman, 600 m, 6. 7. 1956, 3 ex. — Wald bei Jerash, 600 m, 11. 8. 1956, 1 ex. — Wadi Schaib, 200 m, 12. 9. 1956, 3 ex. — dto., 17. 10. 1956, 2 ex. — Wald bei Jerash, 1. 5. 1957, 5 ex. — Totes Meer, —350 m, 17. 5. 1957, 8 ex. — Wadi Wala, südl. Madaba, 31. 5. 1957, 2 ex. — Jerisho, Jordantal, —250 m, 12. 6. 1957, 1 ex. — Arda Road, 700 m, 14. 6. 1957, 12 ex. — Kleat, oberes Jordantal — 200 m, 5. 5. 1963,

1 ex. — Deh Been bei Jerash, 31. 5. 1963, 1 ex. — dto., 13. 6. 1963, 8 ex. — dto., 29. 5. 1964, 7 ex. — dto., 12. 6. 1964, 1 ex. — Wadi el Keit, 22. 3. 1966, 5 ex. — Deh Been bei Jerash, 6. 5. 1966, 1 ex.

Endomia lefebvrei (Laferté, 1848)
Jordanien, Jordantal, am Toten Meer, — 380 m, 1. 7. 1964, 1 ex. — dto., 8. 7. 1964, 2 ex. — Wadi Kelt, 9. 4. 1965, 1 ex. — Ghor Safi, — 350 m, 11. 4. 1967, 1 ex.

Endomia lefebvrei (Laferté) var. ***nigrita*** Bonadona, 1960
Jordanien, Kleat, — 200 m, oberes Jordantal, 15. 2. 1963, 2 ex.

Endomia tenuicollis (Rossi, 1790)
Süd-Türkei, Samandag bei Antakya, 20. 5. 1964, 6 ex. — West-Türkei, Uludag bei Bursa, 1500 m, 29. 5. 1966, 1 ex. — Süd-Türkei, Bergama, 25. 4. 1967, 1 ex.

Endomia unifasciata Bonelli, 1812
Iran, Imam Sadeh, Demarant-Gebiet, 2300 m, 1. 4. 1962, 1 ex.

Macratria dilaticollis Champion, 1916
Taiwan, Frenchihu, 1400 m, 14. 5. 1977, 1 ex. — Indonesien, Sumatra, Babahrot, Prov. Aceh-Selatan, 100 m, 19. 7. 1983, 24 ex. — dto., 15. 8. 1983, 25 ex.

Macratria severini Pic, 1900
Südafrika, Letaba, Krüger Nat. Park, Prov. Transvaal, 18. 11. 1981, 3 ex.

Zusammenfassung

Eine Liste der in der Sammlung Klapperich verhandenen Anthiciden wird gegeben. Neben 116 bekannten Arten, für die Verbreitungsangaben vorliegen, werden 3 neue Taxa beschrieben: *Tomoderus bimaculatus* sp. n. aus Taiwan, *Tomoderus klapperichi* sp. n. aus Sumatra und *Formicomus klapperichi* sp. n. aus Taiwan.

Literatur

Bodenheimer, F. (1937): Prodomus Faunae Palestinae. — Mémoires institut d'Egypte, Cairo, 33. (Anthicidae: 133—134).
Bonadona, P. (1960): Les *Endomia* Castelnau d'Afrique et de Madagascar. — Rev. Zool. Bot. Afr. 62: 293—328.
— (1961): Revision des *Ischyropalpus* Laferté. — Rev. Fr. ent. 28: 150—177.
— (1961): Les Tomoderini de l'Afrique Noire et de la region Malgache. — Mus. roy. Afr. centr. 91: 1—78.
— (1979): Sur quelques Anthicidae récoltés par la mission de l'I. R. S. A. C. en Afrique Orientale. — Rev. zool. afr. 93: 639—646.
Champion, G. Ch. (1916): On new and little-known Lagriidae and Pedilidae. — Trans ent. soc. London: 181—242, 2 pts.
Chandler, D. S. (1977): A revision of the Central and South American *Notoxus* and a description of a new genus, *Plesionotoxus*. — Contr. Amer. ent. Inst. 15 (3): 1—83.
Heberdey, R. F. (1936): Revision der *Tomoderus*-Arten von Indien, dem malayischen Archipel und von Australien. — Festschrift für Prof. Dr. Embrik Strand 2: 246—288.
van Hille, J. C. (1961): South African animal life, Anthicidae: 217—258.
— (1984): New South African species of *Anthicus*, *Aulacoderus* and *Notoxus* Geoffr. — Durban Mus. Novitates 13: 155—168.
— (1984): Monograph of *Aulacoderus* Laferté, a subgenus of *Anthicus* Paykull. — Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.) 15: 1—171.
— (1985): Descriptions of new species of *Anthicus* Paykull (*Aulacoderus* Laferté) from Southern Africa. — Ann. Transvaal Mus. 34: 55—122.
Krekich, Hans von (1919): Über *Anthicus humilis* Ger. und verwandte Arten. — Koleopt. Rundschau 8: 60—76.
— (1925): Anthicidae of the Philippines 1. — Phil. Journ. Sc., Manila, 27: 515—535, 3 pts.

— (1926): Beiträge zur Kenntnis indischer Anthiciden. — Archiv Naturgesch.: 67—105.

— (1928): Beiträge zur Kenntnis malayischer Anthiciden. — Tijds. ent., Amsterdam, 71: 1—10.

— (1928): Über *Anthicus tristis* Schm. und einige verwandte Arten. — Coleopt. Centralblatt 3: 104—111.

— (1929): Die Anthiciden der Philippinen, 2. — Phil. Journ. Sc. Manila, 40: 453—483, 2 pts.

— (1930): Beiträge zur Kenntnis malayischer Anthiciden. — Tijds. ent., Amsterdam, 73: 251—262.

— (1931): Beiträge zur Kenntnis indischer Anthiciden 2. — Folia zool.-hydrobiol. Riga 3: 1—41, 3 pts.

Laferté-Sénectère, F. (1848): Monographie des *Anthicus* et genres voisins, Coléoptères hétéromères de la Tribu des Trachelides. — Paris, Sapia, 340 pp., 16 pts.

Marseul, S. de (1879): Monographie des anthicides de l'Ancien Monde. — L'Abeille, Journal d'Entomologie 17: 1—268.

Pic, Maurice (1894): Anthicides d'Afrique. — Ann soc. ent. Fr. 63: 665—668.

— (1901): Diagnoses de *Macratria* et d'Anthicidae de la Malaysie. — Ann. Mus. civ. Stor. nat., Genova, (2) 20: 791—803.

— (1913): H. Sauters Formosa-Ausbeute. — Archiv Naturgesch. 79: 129—135.

— (1914): Voyage de Ch. Alluaud et de R. Jeannel en Afrique orientale. — Paris, A. Schulz: 155—194, 1 pt.

Truqui, Eugenio (1855): Anthicini insulae Cypri et Syriae. — Mem. acc. Tor. (2) 16: 339—371, 1 pt.

Gerhard Uhmann, Tannenhofstraße 10, D-8487 Pressath.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 409—415	Bonn, November 1988

A new *Epipsestis* (Lepidoptera, Thyatiridae) and records of some allies from China based on the Höne collection

Hiroshi Yoshimoto

Abstract. A new species of the genus *Epipsestis* Matsumura, 1921, *E. stueningi* sp. n. is described from N. Yunnan, China, based on the rich material of the Museum Alexander Koenig, Bonn, brought together by H. Höne. At the same time *Epipsestis albidisca* (Warren, 1888) and *Nothoploca nigripunctata* (Warren, 1915) are first recorded from N. Yunnan. A check list of the species of the genera *Epipsestis* and *Nothoploca* is given.

Key words. Lepidoptera, Thyatiridae, *Epipsestis stueningi* sp. n., China.

Through the personal communication with Mr D. Stüning of the Museum Alexander Koenig, Bonn, I learned that three species of *"Polyploca"* (sensu lato) of China are preserved in the Höne collection. Two of them were labelled with unpublished names proposed by H. Sick and the remaining one was left undetermined. After close examination of many specimens of these three species, which Mr Stüning kindly sent me for study, I have come to the conclusion that the first two species are *Epipsestis albidisca* (Warren, 1888) and *Nothoploca nigripunctata* (Warren, 1915), and that the third one represents an undescribed species of *Epipsestis* Matsumura, 1921. Below I will enumerate these species and add a record of another *Epipsestis* from the Höne collection.

Epipsestis stueningi sp. nov. (Figs. 1—2, 4—5)

♂ ♀. Length of forewing 14—17 mm. Expanse 30—35 mm. Similar to a certain form of *E. dubia* (Warren, 1888) (Figs. 3, 6), but the maculation of forewing is very characteristic. Forewing pale whitish gray to brownish gray, with a brown median area; raised-scale tufts on subcosta, in cell, and on cross-vein, usually black, in some specimens represented by yellow, that in cell roundish but sometimes disappearing; subbasal line thick and white, waved; in median area, generally a wide and oblique white band from costa to cell and usually a small white shade above hind margin; postmedian line white, serrate, outsidely edged with black; subterminal line white, zigzag, insidely accompanied with brownish shades between veins 4 and 6, and below vein 3; an apical streak brownish black; terminal line thin and black; cilia pale gray, with a thin brown line in the middle, and sending out in rays with brown beyond each vein. Hindwing pale brownish gray, its outer half darker, with veins faintly stained with brown; cilia nearly as on forewing, but the middle line very obscure.

Male genitalia (Fig. 13). Uncus stout, with a pair of large quadrate lobes on ventral rims; socius short and angulate; tegumen broad; anellus pentagonal, its bottom narrowly extending laterally, densely covered with minute teeth, those near lateral sides strong; valva narrow, sacculus stout and its dorsal margin well sclerotized, arched, and minutely serrate beyond middle, bearing a stout dent before tip; aedeagus with a curved apical process, vesica bearing a mass of minute spines in regular rows.

Female genitalia (Fig. 15). Papillae anales large, sclerotized region between them trigonal and wide, densely covered with minute spines; ventral membrane of 8th segment widely covered with minute spines at sides before V-shaped lamella antevaginalis; 8th dorsum strongly protrudent caudally and covering papillae anales, and invagination of caudal wall very deep; ductus bursae long and twisted, swollen below ostium; corpus bursae large oval, signum pyriform, lined with minute dents.

Holotype. ♂ (Fig. 1), labelled "Li-kiang ca. 4000 m, Prov. Nord-Yuennan, 18. 9. 1935. H. Höne/Tafel IX, L. R. 3.", preserved in the Museum Alexander Koenig, Bonn.

Paratypes. 133 ♂ 49 ♀ from Likiang, N. Yunnan, H. Höne leg. Collecting dates as follows: Li-kiang, ca. 2000 m: 2 ♂, 30. viii. 1935; 86 ♂ 35 ♀, 2—30. ix. 1935; 1 ♂, 3. ix. 1935, slide HY-1446; 1 ♀, 6. ix. 1935, slide HY-1444; 1 ♂, 9. ix. 1935, slide K. Werny GU: 0211; 1 ♂ 1 ♀, 22. ix. 1935, slides K. Werny GU: 0212 (♂), HY-1447 (♀); 1 ♀, 23. ix. 1935, slide K. Werny GU: 0216; 1 ♂, 25. ix. 1935, slide HY-1442; 1 ♀, 28. ix. 1935, slide K. Werny GU: 0351; 10 ♂ 2 ♀, 1—19. x. 1935.
Ditto, ca. 3000 m: 7 ♂, 1—30. ix. 1935; 1 ♀, 19. ix. 1935; 1 ♂, 23. x. 1935, slide HY-1443.
Ditto, ca. 4000 m: 1 ♂, 22. viii. 1935; 22 ♂ 7 ♀, 3—29. ix. 1935.
The paratypes will be preserved in the Museum Alexander Koenig, Bonn, the British Museum (Nat. Hist.), London, Academia Sinica, Beijing, and my own cabinet.

Remarks. This species is easily distinguished from *E. dubia* (Warren) by a costal oblique white band in the median area of forewing in most cases, but there are a few specimens lacking this white marking. In the genitalia, the present new species differs from *E. dubia* in having a pair of large quadrate lobes on undersurface of uncus and a strong terminal projection on sacculus in the male, and in having a signum on bursa in the female.

In north Yunnan Province, this species seems most dominant among the members of *Epipsestis*, and it is very interesting that the close relative, *E. dubia* (Warren), was not taken in this area, which is a wide spread and the most dominant species from W. Himalaya to Taiwan via N. India (Sikkim, Darjeeling). It is highly probable that *E. stueningi* is a vicarious species of *dubia* in N. Yunnan.

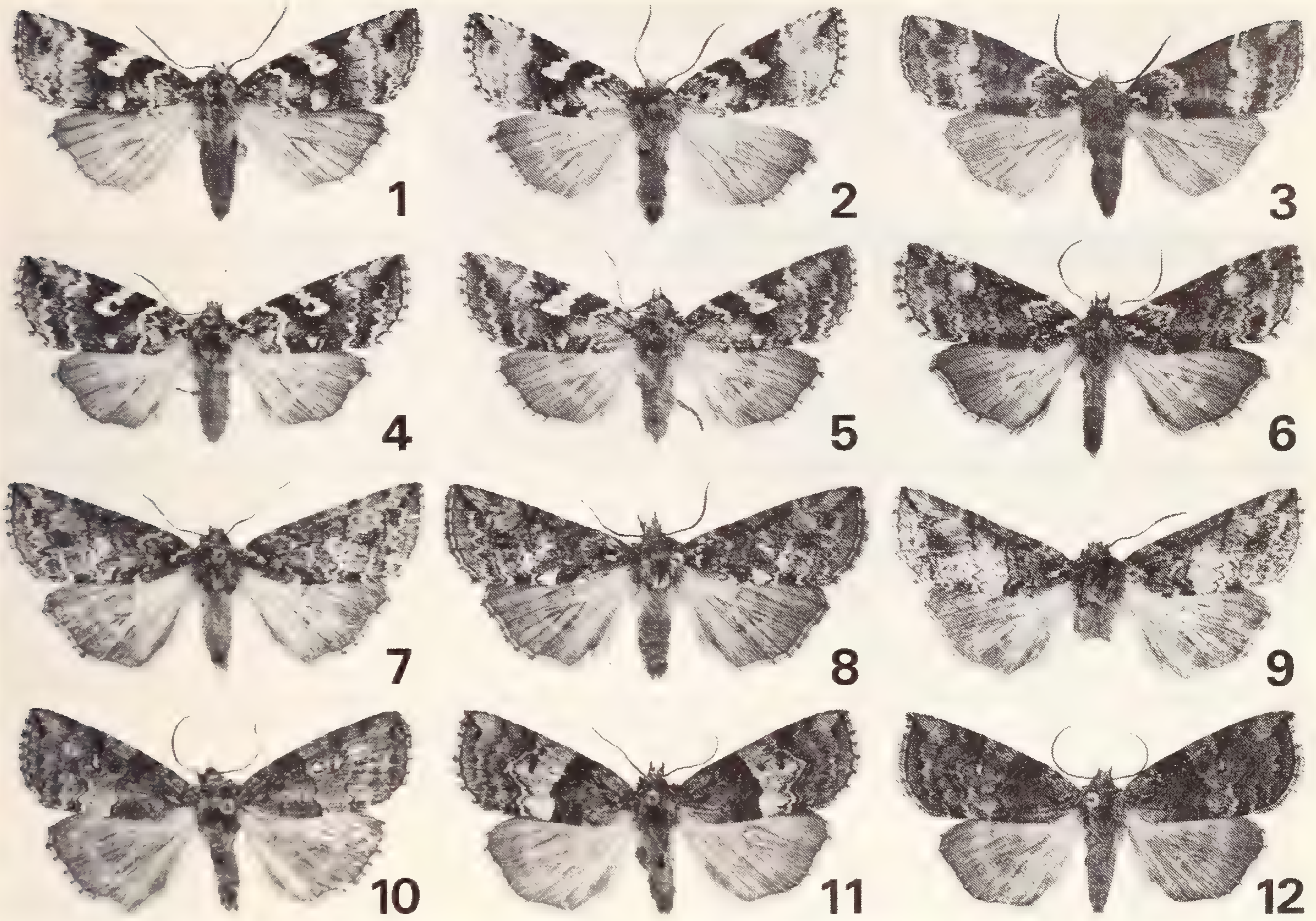
The specific name is dedicated to Mr Dieter Stüning, who kindly informed me on this interesting insect and sent me the above-mentioned specimens.

Epipsestis albidisca (Warren, 1888) (Figs. 7—9)

Polyploca albidisca Warren, 1888: 299; Butler, 1889: 49, pl. 126: 3.
Palimpsestis albidisca Moore, 1888: 408; Warren, 1912: 328, pl. 49: i.
Epipsestis albidisca: Yoshimoto, 1982: 126, figs. 7—9, 21, 24, 27, 34, 44.
Polyploca polychromata Hampson, 1896: 463.

Specimens examined. Li-kiang, ca. 2000 m: 1 ♂, 4. ix. 1935; 1 ♂, 23. ix. 1935; 2 ♂, 24. ix. 1935 (one labelled "Typus/*Polyploca irregularis* Sick, Det. Herb Sick/*Polyploca irregularis* Sick", the other labelled "Tafel IX, L. R. 1"); 1 ♂, 25. ix. 1935, slide HY-1445; 1 ♂, 26. ix. 1935, slide K. Werny GU: 0162; 2 ♂ 1 ♀, 27. ix. 1935 (1 ♂ labelled "*Polyploca castanea* Warren"); 1 ♂, 28. ix. 1935; 3 ♂ 1 ♀, 29. ix. 1935, slides K. Werny GU: 0170 (♂), 0163 (♀).
Ditto, ca. 3000 m: 1 ♀, 17. x. 1935, slide K. Werny GU: 0161.
Ditto, ca. 4000 m: 1 ♂, 24. ix. 1935.

Remarks. "*Polyploca irregularis* Sick", cited above, seems a manuscript name. This species is rather widely distributed from the west Himalaya (Kashmir) to North



Figs. 1—12. *Epipsestis* and *Nothoploca* spp. 1. *E. stueningi* sp. n., ♂, holotype. 2. ditto, ♂, paratype. 3. *E. dubia* (Warren), ♂, Nepal. 4—5. *E. stueningi* sp. n., ♀, paratypes. 6. *E. dubia* (Warren), ♀, Taiwan. 7—9. *E. albidisca* (Warren), ♂, Yunnan. 10—12. *N. n. nigripunctata* (Warren), ♂ (10—11), ♀ (12), Yunnan.

Thailand (unrecorded), of which I have examined one specimen (1 ♂, N. Thailand, Chiang Mai Prov., Doi Inthanon Nat. Park, 2200—2500 m, 22—23. x. 1984, O. Karsholt, O. Lomholdt & P. Nielsen leg.).

Epipsestis perornata sicki Yoshimoto, 1988

Epipsestis perornata sicki Yoshimoto, 1988: 85, figs. 4—5, 14.
Polyploca nigropunctata Sick, 1941: 5 (preoccupied by Warren, 1915).

Specimens examined. Li-kiang, ca. 1500 m: 1 ♂, lectotype, 11. x. 1935. Ditto, ca. 2000 m: 1 ♂, paralectotype, 18. x. 1935.

Remarks. The two specimens were already recorded and designated as lecto- and paralectotypes in my 1988 paper. Recently Tshistjakov & Dubatolov (1987) recorded this species from the Primorye district of USSR and figured the moths and male genitalia. According to their figure of genitalia, the Primoryan specimens are safely referred to the nominotypical subspecies of *E. perornata* Inoue, 1972, originally described from Japan.

Nothoploca nigripunctata nigripunctata (Warren, 1915) (Figs. 10—12)

Polyploca nigripunctata Warren, 1915: 157.
Nothoploca nigripunctata: Yoshimoto, 1983: 127, figs. 1—2, 4—5, 7, 9, 11.

Specimens examined. Li-kiang, ca. 2000 m: 1 ♂, 31. vii. 1935; 1 ♀, 1. ix. 1935, slide K. Werny GU: 0160; 1 ♀, 2. ix. 1935, slide K. Werny GU: 0178; 1 ♂, 3. ix. 1935; 1 ♂ 1 ♀, 5. ix. 1935 (♀ labelled "Tafel IX, R. R. 3)"; 1 ♂ 1 ♀, 6. ix. 1935; 2 ♀, 7. ix. 1935 (one labelled "Typus/*Polyploca tripartita* Sick, Det. Herb Sick/*Polyploca tripartita* Sick"); 1 ♂, 9. ix. 1935, slide K. Werny GU: 0259; 2 ♂, 10. ix. 1935; 1 ♂, 12. ix. 1935; 1 ♂ 1 ♀, 14. ix. 1935; 1 ♂, 17. ix. 1935; 1 ♂, 21. ix. 1935; 1 ♂, 24. ix. 1935.
Ditto, ca. 3000 m: 1 ♂, 15. viii. 1935.
A-tun-tse, ca. 4000 m: Yunnan: 1 ♂, 10. viii. 1937.

Remarks. Dubatolov (1987) described a new subspecies, *N. n. zolotarenkoi*, from the Primorye district of USSR. The north Yunnan specimens are here referred to the nominotypical subspecies from N. India (Sikkim), but the median area of forewing of Yunnan specimens is not so whitish as in the nominotypical race, and may be separated from it as a subspecies. The decision is here postponed because of the lack of chance to compare them with *N. n. zolotarenkoi*. "*Polyploca tripartita* Sick", cited above, is considered a manuscript name.

By this opportunity, I give a check list of *Epipsestis* Matsumura, 1921, and *Nothoploca* Yoshimoto, 1983.

Epipsestis Matsumura, 1921: 858
Type species: *Polyploca ornata* Leech, [1889].
Neopsestis Matsumura, 1933: 195. Type species: *Polyploca nikkoensis* Matsumura, 1921.
Sugiploca Matsumura, 1933: 198, 199. Type species: *Sugiploca sugitanii* Matsumura, 1933.

1. ***E. ornata ornata*** (Leech, [1889: 653]).
   Sugiploca sugitanii Matsumura, 1933: 198.
   E. ornata, f. *unicolor* (Leech, [1889: 653]).
   Range. Japan.

1a. ***E. ornata obscurata*** Tshistjakov in Tshistjakov & Dubatolov, 1987: 135.
   Range. Primorye region of USSR.

2. ***E. nikkoensis*** (Matsumura, 1921: 856).
   Range. Japan, Taiwan and Nepal.

3. ***E. castaneata*** (Warren, 1915: 157).
   Range. N. India and Nepal.

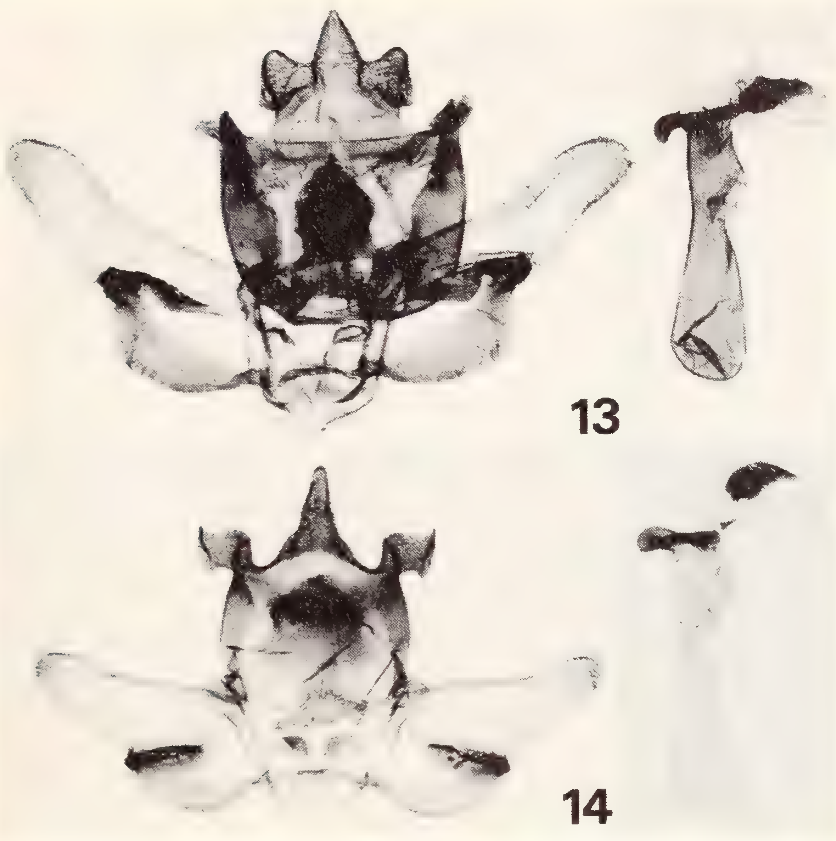
4. ***E. perornata perornata*** Inoue, 1972: 32.
   Range. Japan and Primorye region of USSR.

4a. ***E. perornata sicki*** Yoshimoto, 1988: 85.
   Polyploca nigropunctata Sick, 1941: 5.
   Range. S. China (Yunnan), N. India and Nepal.

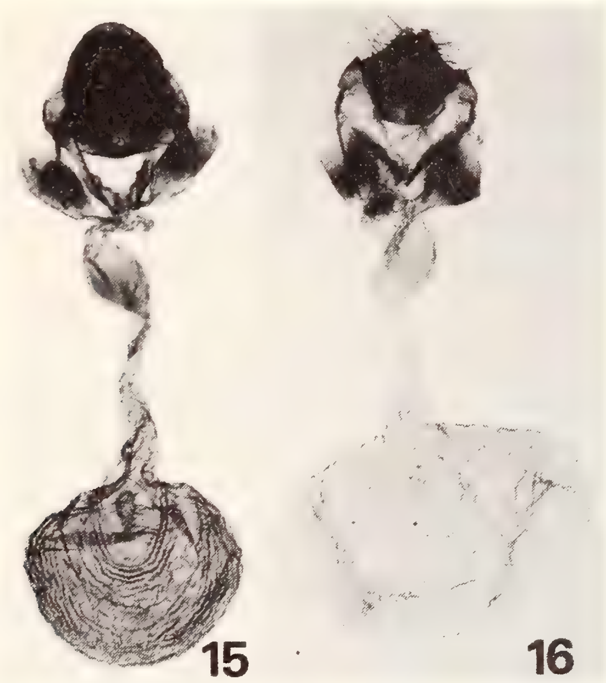
5. ***E. dubia*** (Warren, 1888: 300).
   Polyploca nigrifasciata Warren, 1915: 158.
   P. nigrifasciata, ab. *semifascia* Warren, 1915: 158.
   P. nigrifasciata, ab. *nigrilineata* Warren, 1915: 158.
   Range. W. India, N. India, Nepal and Taiwan.

6. ***E. stueningi*** Yoshimoto, sp. n.
   Range. S. China (Yunnan).

7. ***E. albidisca*** (Warren, 1888: 299).
   Palimpsestis albidisca Moore, 1888: 408.
   Polyploca polychromata Hampson, 1896: 463.
   Range. W. India, N. India, S. China (Yunnan) and N. Thailand (unrecorded).



Figs. 13—14. Male genitalia of *Epipsestis* spp. 13. *E. stueningi* sp. n., paratype. 14. *E. dubia* (Warren), Nepal.



Figs. 15—16. Female genitalia of *Epipsestis* spp. 15. *E. stueningi* sp. n., paratype. 16. *E. dubia* (Warren), Nepal.

8. ***E. bilineata bilineata*** (Warren, 1915: 159).
   Polyploca acutangula Warren, 1915: 159.
   Range. N. India and Nepal.

8a. ***E. bilineata pallida*** Yoshimoto, 1984: 34.
   Range. Taiwan.

9. *E. longipennis* Yoshimoto, 1982: 129.
   Range. N. India and Nepal.
10. *E. medialis* Yoshimoto, 1982: 131.
   Range. Nepal.
11. *E. mediofusca* Yoshimoto, 1982: 132.
   Range. Nepal.
12. *E. renalis* (Moore, 1888: 407).
   Range. W. India, Nepal and N. Thailand (unrecorded).

Nothoploca Yoshimoto, 1983: 125.
Type species: *Polyploca nigripunctata* Warren, 1915.

1. *N. nigripunctata nigripunctata* (Warren, 1915: 157).
   Range. N. India, Nepal, Bhutan and S. China (Yunnan).

1a. *N. nigripunctata zolotarenkoi* Dubatolov, 1987: 61.
   Range. Primorye region of USSR.

2. *N. endoi* Yoshimoto, 1983: 128.
   Range. Taiwan.

Acknowledgments

I am grateful to Mr D. Stüning of the Museum Alexander Koenig, Bonn, for the loan of the material which formed the base of this report. My sincere thanks are also due to Dr. M. Owada of the National Science Museum (Nat. Hist.), Tokyo, who took the photographs used in this paper.

Zusammenfassung

Nach Material aus der Höne-Sammlung des Museums Alexander Koenig wird eine neue Art der Gattung *Epipsestis* Matsumura, 1921, beschrieben: *E. stueningi* sp. n. aus N.-Yunnan, China. Die Sammlung enthält weiterhin Erstnachweise der Arten *Epipsestis albidisca* (Warren, 1888) und *Nothoploca nigripunctata* (Warren, 1915) für N.-Yunnan. Eine Liste der Arten von *Epipsestis* und *Nothoploca* wird gegeben.

References

Dubatolov, V. V. (1987): Novyj vid sovkovidki (Lepidoptera, Thyatiridae) dlya fauni SSSR, s opisaniem novogo podvida. — Cheshuekrylye Dal'nego Vostoka SSSR: 61—64. Vladivostok (in Russian).

Hampson, G. F. (1896): The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Moths, 4. xxviii + 594 pp. London.

Inoue, H. (1972): Descriptions of two new species of the Thyatiridae from Japan (Lepidoptera). — Bull. Jap. ent. Acad. 6 (2): 29—35, pl. 5.

Leech, J. H. ([1889] 1888): On the Lepidoptera of Japan and Corea, part 2. Heterocera, sect. I. — Proc. zool. Soc. Lond. 1888: 580—655, pls. 30—32.

Matsumura, S. (1921): Thousand Insects of Japan, additament, 4: 743—962, pls. 54—71. Tokyo (in Japanese).

— (1933): New species of Cymatophoridae of Japan and Formosa. — Insecta matsum. 7: 190—201, pl. 4.

Moore, F. (1888): Descriptions of new genera and species of Lepidoptera Heterocera, collected by Rev. J. H. Hocking, chiefly in the Kangra District, N. W. Himalaya. — Proc. zool. Soc. Lond. 1888: 390—412.

Sick, H. (1941): Neue Cymatophoridae der Höneschen Ausbeuten (Lepid.). — Dt. ent. Z. 1941: 1—9.

Tshistjakov, Yu. A. & V. V. Dubatolov (1987): Sovkovidki roda *Epipsestis* Matsumura, 1921 (Lepidoptera, Thyatiridae) fauny SSSR. — Novye Dannye po sistematike Nacekomykh Dal'nego Vostoka: 133—137. Vladivostok (in Russian).

Warren, W. (1888): On Lepidoptera collected by Major Yerbury in Western India in 1886 and 1887. — Proc. zool. Soc. Lond. 1888: 292—339.

— (1915): Some new oriental Cymatophoridae in the Tring Museum. — Novit. zool. 22: 154—159.

Yoshimoto, H. (1982): Notes on the genus *Epipsestis*, with descriptions of three new species from Nepal (Lepidoptera, Thyatiridae). — Tyo Ga, 32: 117—137.

— (1983): On a new genus for *Polyploca nigripunctata* Warren, 1915, with description of a new species from Taiwan (Lepidoptera, Thyatiridae). — Tinea, 11: 125—132.

— (1984): Notes on *Epipsestis* species (Thyatiridae) from Taiwan, with description of a new subspecies. — Japan Heterocerists' J. (128): 33—34 (in Japanese).

— (1988): Further notes on the genus *Epipsestis* Matsumura, 1921 (Lepidoptera, Thyatiridae). — Tyo Ga, 39: 83—89.

Hiroshi Yoshimoto, Tokyo High School, 39-1, Unoki 2-chome, Ota-ku, Tokyo, 146, Japan.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 4	S. 417—426	Bonn, November 1988

Buchbesprechungen

Tierärztliche Hochschule Hannover (Hrsg.) (1987): *Studium generale — Vorträge zum Thema Mensch und Tier. Bd. 5, Wintersemester 1986/87.* — 109 S., illustriert. — M. & H. Schaper, Hannover.

Diese Reihe ist in dieser Zeitschrift mehrfach besprochen worden. Auch der neueste Band 5 ist empfehlenswert für alle, die an dem Verhältnis zwischen Mensch und Tier interessiert sind. Fünf Vorträge sind enthalten: D. Arendt betrachtet die Rolle des Meisters Reineke in der Literatur und untersucht, was dem Fuchs an menschlichen Eigenschaften unterstellt wird; D. von Holst bietet eine hochinteressante Synthese über den sozialen Streß bei Tier und Mensch; N. Werner analysiert Tierdarstellungen in der bildenden Kunst von der Steinzeit bis heute; H. Rölleke untersucht die Rolle der Tiere in Grimms Märchen; und L. Dittrich gibt einen Überblick über die Haltung von Wildtieren in Menschenobhut vom Mittelalter bis zum 19. Jahrhundert. Ein breites Themenangebot, das dem Ziel der Reihe, dem Studium generale, aufs beste gerecht wird.

R. Hutterer

Rieder, N. & K. Schmidt (1987): *Morphologische Arbeitsmethoden in der Biologie.* XI + 223 S., 86 Abb.; 7 S. Anzeigenteil. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim.

Das Buch basiert auf Erfahrungen aus Praktika am Zoologischen Institut der Universität Karlsruhe. Sein erklärtes Ziel ist es, eine Einführung in die unterschiedlichsten Verfahren zu geben, die in der Morphologie der Tiere und Pflanzen gebräuchlich sind. Im Hauptteil werden folgende Bereiche behandelt: Sammeln, Transportieren, Betäuben und Töten, gegliedert nach Meeres-, Süßwasserorganismen, Landtieren und Landpflanzen, Präparationsmethoden für makroskopische, licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen, Dokumentation (Protokollführung, Etikettieren, Fotografie, Zeichnen), Anlegen und Schutz von Sammlungen. Jedes dieser Kapitel, teils weiter untergliedert, beginnt mit einer Einführung, in der auch die theoretischen Grundlagen nicht zu kurz kommen, gefolgt von Versuchsbeschreibungen (insgesamt 100) mit Anleitungen zum Einüben ausgewählter Techniken, die durch Fragen ergänzt werden, an Hand derer der Leser sein Verständnis und Wissen nachprüfen kann. Bevorzugt werden Techniken berücksichtigt, die breite Anwendungsmöglichkeiten bieten, und solche, die mit relativ bescheidenem apparativem Aufwand auskommen. Die Behandlung der mikroskopischen Arbeitsmethoden nimmt dabei naturgemäß den breitesten Raum ein: Lichtmikroskopie einschließlich Histologie und Histochemie 84 Seiten, Transmissionselektronenmikroskopie 24, Rasterelektronenmikroskopie 12 Seiten.

An den Hauptteil schließen sich Hinweise über Gefahren im Labor und Maßnahmen zur Unfallverhütung und zur Vermeidung von Umweltbelastungen, eine Anleitung zum pfleglichen Umgang mit dem Mikroskop und eine Liste von Bezugsquellen an. Ein Literaturverzeichnis, nach Kapiteln unterteilt, ein Sach- und ein Namensregister der berücksichtigten Tiere und Pflanzen bilden den Abschluß.

Das Buch ist gut verständlich geschrieben und illustriert und sicher bestens geeignet, dem Anfänger den Einstieg in die Vielfalt der Techniken zu erleichtern. In der Hand des Autodidakten wird es sich ebenso bewähren wie im Studium und in der Ausbildung zu den biologisch- und medizinisch-technischen Berufen. Aber auch der erfahrene Wissenschaftler und Praktiker kann darin noch manche nützliche Anregung finden.

H. Ulrich

Mack, R. (1988): *Dictionary for Veterinary Science and Biosciences German-English/English-German. With trilingual appendix: Latin terms.*
Wörterbuch für Veterinärmedizin und Biowissenschaften Deusch-Englisch/Englisch-Deutsch. Mit einem dreisprachigen Anhang: Lateinische Begriffe. 321 S., Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Der Autor hat mit diesem zweisprachigen Wörterbuch eine Verständnis- und Verständigungshilfe geschaffen, die Übersetzungen veterinärmedizinischer und z. T. auch biologischer Texte in beide Richtungen sehr erleichtert. Besonders werden hiervon Benutzer profitieren, die sich mit Themen aus diesen Bereichen nicht regelmäßig auseinandersetzen bzw. seltener vorkommende Termini oder Abkürzungen suchen. Über 10 000 Begriffe sind nicht nur mit ihrer gängigen Übersetzung, sondern wo möglich auch mit der fachspezifischen Bezeichnung nach den Nomina Anatomica Avium und den N. A. Veterinaria oder entsprechend der wissenschaftlichen Nomenklatur (bei Artangaben) angeführt. Kurze Hinweise in Klammern verdeutlichen in vielen Fällen den Kontext eines Begriffs. Von besonderem Wert ist der kurze dritte Teil, in dem alle lateinischen Bezeichnungen in die deutsche und englische Sprache übertragen werden.

Kl.-R. Hasenkamp

Matthes, D. (1988): *Tierische Parasiten.* 253 S. mit 139 Abb., Vieweg, Braunschweig.

Mit seinem jüngsten Buch vermittelt Dieter Matthes dem Leser eine lebendige Biologie tierischer Parasiten. Bewußt beschränkt er das Thema auf die „klassischen" Parasiten, die in oder an anderen Tieren oder dem Menschen schmarotzen. Die sog. Parasitoide (Raubparasiten) werden nur am Rande erwähnt, und ihre Biologie bleibt anderen Werken vorbehalten, ebenso wie die Lebensweise der Phytoparasiten (z. B. die pflanzenparasitären Arthropoden und Nematoden). Damit ist das vorliegende Buch kompakt und übersichtlich.

Die Gliederung ist eine biologische: Eingangs werden kurz Symbiosen und Karposen als nichtparasitäre Vergesellschaftungen vorgestellt und der Begriff Parasitismus definiert. Nach einer ebenfalls knappen, jedoch vollkommen ausreichenden Darstellung der Sonderformen Brut-, Sozial-, Raum- und Kleptoparasitismus nimmt das Kapitel Ektoparasitismus größeren Raum ein. Zahlreiche Beispiele für verschiedene Entwicklungslinien zum Endoparasitismus bilden den Übergang zum Heer der Endoparasiten, deren Lebensweise auf mehr als 100 Seiten beschrieben wird. Den Schluß bildet das Kapitel Larvalparasiten.

Mit unkonventionellen Überschriften wie „Nur der Kopf überwintert" oder „Sie lebt im Wasser und tötet junge Männer" erzeugt der Autor Interesse, mitunter sogar Spannung beim Lesen. Auch bei komplizierten Entwicklungszyklen findet letzterer einen leicht verständlichen Text vor, unterstützt durch zahlreiche Abbildungen. Dabei wurden die anatomischen Verhältnisse nur soweit beschrieben, wie sie zum Verständnis der Biologie und Ökologie der Parasiten notwendig sind.

K.-H. Lampe

Klausnitzer, B. (1988): *Verstädterung von Tieren.* 315 S., 118 Abb. und 87 Tab. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

In diesem Band 579 der „Neuen Brehm Bücherei" stellt der Autor ein sehr breites Spektrum von Tierformen vor, die dem Menschen in seine Ansiedlungen gefolgt sind. Dabei mag der Titel zunächst suggerieren, daß vor allem Arten behandelt werden, die in besonderem Maße aktiv vom Menschen in ihrer Verbreitung gefördert werden, wie z. B. die Tauben, doch geht der Inhalt weit darüber hinaus.

In einer Einleitung über die ökologischen Besonderheiten der Stadt werden die abiotischen Faktoren, z. B. das Klima, anhand von Tabellen und Grafiken ebenso wie die biotischen, z. B. die Artenvielfalt und -zusammensetzung der Pflanzen, qualitativ und quantitativ beschrieben. Eine historische Betrachtung und eine Definition von Synanthropie und Urbanisation leiten über in den systematischen Teil. Die Wirbellosen umfassen nicht nur die Articulata, sondern auch z. B. die Gruppen der Plathelminthes und Gastropoda. Hier wie auch in den die Wirbeltierfauna betreffenden Kapiteln findet der Leser Literatur in großem Umfang und in sehr zweckmäßiger Form aufgearbeitet. Tabellarische Übersichten zu den einzelnen Gruppen informieren u. a. über Habitate, prozentuale Zusammensetzung gemischter Populationen, Bindung einzelner Arten an spezifische Nahrungsquellen oder die Verschiebung von Aktivitätsmustern im Vergleich Stadt-/Landpopulation.

Der vielschichtige Inhalt, die umfangreiche Bibliographie, vorwiegend Quellenangaben, die sich auf Untersuchungen in Osteuropa beziehen, und ein Register machen das vorliegende Buch zu einem wertvollen Kompendium für das Phänomen „Verstädterung von Tieren".

Kl.-R. Hasenkamp

Amann, G., unter Mitarbeit von C. Summerer (1987): *Säugetiere und Kaltblüter des Waldes: Taschenbildbuch der beachtenswertesten Würmer, Schnecken, Gliederfüßler (ohne Kerfe), Lurche, Kriechtiere, Fledermäuse, Insektenfresser, Nager, Raubtiere und Paarhufer des mitteleuropäischen Waldes mit Textteil über deren Bau und Leben.* 336 S., mit 56 teils farbigen, teils einfarbigen Tafeln. J. Neumann-Neudamm, Melsungen.

Der Rahmen dieses Werkes geht klar aus seinem ausführlichen Titel hervor, eine ausgewählte Fauna des mitteleuropäischen Waldes. Die Auswahl der „beachtenswertesten" Tiere richtet sich ganz einfach nach deren Häufigkeit und damit nach der Wahrscheinlichkeit einer Begegnung mit diesen Organismen im Walde. Die verschiedenen Klassen, Ordnungen und Familien werden vom Verfasser zunächst definiert, bevor die Artkapitel folgen. Sie sind kurze Monografien, aber ausführlicher und viel lesbarer als in den meisten Feldführern. Beide Textteile werden durch den Tafelteil getrennt. Die Tafeln, auf festem Hochglanzkarton gedruckt, sind in unkonventioneller Weise angeordnet. Aufgesetzte kleine Reiter weisen auf die verschiedenen Tiergruppen hin und ermöglichen so ein müheloses Auffinden der gewünschten Art. Die Tafeln sind winkelig oder gerade beschnitten, so wie die darauf gedruckten Figuren es erlauben. So kann der Leser mit einem Blick drei oder vier Tafeln überblicken und sich leicht zurechtfinden. Neben Lebensbildern sind auch Schädel, Losungen unf Fährten abgebildet. Ein abschließendes Namens- und Sachverzeichnis gibt für jede Art die vorhandenen Abbildungen mit Seitenzahlen an. Das Buch ist flüssig und in verständlicher Sprache geschrieben, in seinem Konzept wohldurchdacht, sorgfältig gedruckt und gebunden. Dabei verzichtet es auf jede marktschreierische Aufmachung. Präsentation und Inhalt erinnern an die Brehm'sche Tradition, in der auch Beobachtungen außerhalb der Norm ihren Platz hatten. So liest man hier z. B. bei der Alpenspitzmaus: „nascht auch gelegentlich in der Almhütte Milch". Auch die ganzheitliche Betrachtungsweise des Verfassers setzt diese Tradition fort: „Alle Geschöpfe des Waldes, Pflanzen und Tier, wirken in wunderbarer Weise zusammen. Wir sollten stets in dem Bewußtsein handeln, daß jedes einzelne dieser Wesen als Teil eines Ganzen von Bedeutung ist und eine Aufgabe nach seiner Bestimmung erfüllt". Ein liebenswertes Buch für Naturfreunde.

R. Hutterer

Benirschke, K., ed. (1986): *Primates — The Road to Self-Sustaining Populations.* xvii, 1044 S., 164 Abb., zahlr. Tab. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Dieser Sammelband enthält die Beiträge zu einer Tagung, die im Juni 1985 zum gleichen Thema in San Diego, USA, stattfand. Deren Publikation so relativ schnell im Anschluß an diese Konferenz ist lobenswert. Diese Neuerscheinung unterscheidet sich auch in ihrer Aufmachung angenehm von vielen in letzter Zeit veröffentlichten Kongreßbänden, die oft nur eine zwischen Buchdeckel gebundene Sammlung phototechnisch reproduzierter Schreibmaschinenmanuskripte darstellen. Für beide Leistungen gebührt dem Herausgeber, den Autoren und nicht zuletzt dem Verlag Anerkennung.

Die mehr als 70 Beiträge zu diesem Band sind thematisch sehr breit gefächert und befassen sich mit einer Vielzahl von Aspekten im Zusammenhang mit der Bedrohung von Primatenpopulationen in ihren natürlichen Lebensräumen, den Möglichkeiten und Methoden, sie dort zu schützen, und den Voraussetzungen und Chancen von Erhaltungszuchten verschiedener Arten bzw. Unterarten in Menschenobhut. Um nur einige Beispiele für die Breite des thematischen Spektrums der Beiträge dieses Sammelbandes aufzuführen, seien Titel wie „The Conservation Status of Nonhuman Primates in Indonesia", „The Primates of India: Status, Trends, and Conservation", „The Management of Prosimians in Captivity for Conservation and for Research", „Artificial Insemination of Nonhuman Primates", „Mycotic Infections in Nonhuman Primates", „Blood Groups of Apes and Monkeys" oder „Research Needs in Captive Primate Colonies" genannt.

Es ist unvermeidlich, daß bei einem solch breiten Spektrum von Beiträgen auch deren Anspruch und Qualität sehr unterschiedlich ist. So stehen eher persönlich „getönte" Erfahrungsberichte zur Haltung von Primaten neben Beiträgen mit Daten, die dieselben Autoren an anderer Stelle schon publiziert hatten, andere berichten jedoch originäre Forschungsergebnisse oder stellen umfangreiche und sehr nützliche Übersichtsartikel dar.

Im Rahmen dieser Besprechung wäre es wenig sinnvoll, auf einzelne Beiträge kritisch einzugehen — jeglichem Rezensenten würde auch nur für eine gewisse Zahl von ihnen eine ausreichende Kompetenz zukommen —, generell darf man aber feststellen, daß dieses Buch eine reichhaltige Fundgrube für vielfältige Information im Bereich der Primatologie ist. Aufgrund seiner Entstehung kann es natürlich auch in seinen wesentlichen Themenkomplexen nicht umfassend sein. Trotzdem sollte es in der Bibliothek keines ernsthaft interessierten Primatologen fehlen. Darüberhinaus ist es Zoos und allen andern Institutionen, die sich mit der Haltung, Zucht und dem Schutz von Primaten befassen, zu empfehlen. Auch Human- und Veterinärmediziner mit entsprechenden Interessen finden darin eine Fülle nützlicher Information.

G. Peters

Evans, P. G. H. (1987): *The Natural History of Whales and Dolphins.* xvi, 343 S., 75 Abb., 20 Farbphotos, 16 Tab. Christopher Helm, London.

Das vorliegende Buch setzt als fünfte Veröffentlichung die Reihe der Säugetier-Monographien fort, die dieser Verlag in Zusammenarbeit mit der „Mammal Society" in Großbritannien herausgibt. Ausdrückliches Ziel dieser Gesellschaft ist es, säugetierkundlich arbeitende Wissenschaftler und an Säugetieren interessierte Laien zusammenzuführen; an einen entsprechenden Leserkreis wendet sich auch dieses Buch.

In überwiegend allgemeinverständlicher Form faßt es auf der Grundlage einer Auswertung von mehr als 900 Originalarbeiten das augenblickliche Wissen über die Cetacea zusammen, kann dabei aber nicht umhin, immer wieder die zahlreichen Lücken in der Kenntnis dieser Säugerordnung aufzuzeigen, die auch heute noch existieren. Zwar sind einige Arten der Cetacea (inzwischen) sehr selten, was zumindest teilweise einen geringen Kenntnisstand erklären könnte, generell besteht aber natürlich bei Tieren, die ihr gesamtes Leben im Wasser verbringen — die meiste Zeit davon unterhalb der Oberfläche — die Schwierigkeit, diese selbst bzw. die meisten ihrer Lebensäußerungen überhaupt beobachten zu können und so wissenschaftlich gesicherte Daten zu sammeln. Ein erheblicher Anteil des Wissens über Delphine und Wale geht noch auf die Zeiten des intensiven, weltweiten Walfangs zurück oder beruht auf Beobachtungen an in Menschenobhut gehaltenen Tieren. Erst in jüngerer Zeit sind Techniken verfügbar, um Cetacea unter natürlichen Lebensverhältnissen exakt beobachten zu können, ohne die Tiere wesentlich zu beeinträchtigen.

Obwohl bei einigen Arten so grundlegende Daten wie Verbreitung, Fortpflanzungsbiologie oder Sozialverhalten bisher unbekannt sind, ist die insgesamt in diesem Buch zusammengetragene Datenfülle erstaunlich und eine reichhaltige Informationsquelle. An vielen Beispielen wird deutlich, welche unterschiedlichen Anpassungen die einzelnen Arten an den — auf den ersten Blick so einheitlichen — Lebensraum der Weltmeere zeigen, wenn man sich einmal auf die marinen Cetacea beschränkt. Nur in wenigen Fällen ist es bisher möglich, den stammesgeschichtlichen Anpassungswert bestimmer morphologischer Merkmale oder Verhaltensweisen, in denen sich verwandte Taxa unterscheiden, plausibel zu deuten — auch dies ein Hinweis, wie wenig wir eigentlich über die Biologie dieser Säugetiergruppe wissen.

Mit Kapiteln u. a. über die Stammesgeschichte der Cetacea, ihre Systematik, Taxonomie und Verbreitung, Ernährung, Sozialverhalten, Kommunikation sowie die Kulturgeschichte der wirtschaftlichen Nutzung der Wale durch den Menschen ist dieses Buch im guten Sinne eine umfassende naturgeschichtliche Darstellung. Dort, wo der Autor versucht, mit ihm auch praktisch einen Feldführer zu geben wie in Kapitel 5, ist dies allerdings nicht gelungen.

An einigen Stellen ist zu bemerken, daß es anscheinend bisweilen an der nötigen redaktionellen Sorgfalt gefehlt hat, so wenn Beschriftungen in einer Abbildung fehlen (Abb. 3.2) oder eine Abbildung (Abb. 1.6) im entsprechenden Verzeichnis vergessen wurde. Auch ein sachlicher Fehler wie die Feststellung, daß Pottwale im Unterkiefer keine funktionalen Zähne besitzen (S. 123), hätte bei sorgfältiger Durchsicht auffallen müssen. Der eher grob skizzenhafte Charakter einiger Zeichnungen stört den insgesamt ansprechenden Eindruck der Aufmachung dieses Buches.

Mit einigen Deutungen nicht ausreichend belegter Beobachtungen geht der Autor sicherlich zu weit, so auf S. 185, wo er feststellt, daß Männchen sich gegenseitig bei der Kopulation mit einem Weibchen helfen können, meist ist er in solchen Fällen jedoch ausreichend zurückhaltend in seinen Aussagen. Im Abschnitt über das Sozialverhalten der Cetacea verwendet er dagegen bestinmmte Begriffe wie z. B. „Kommunikation" sehr unspezifisch, so daß der Leser nicht weiß, was er hierunter zu verstehen hat. Im Kapitel über die Taxonomie fällt auf, daß die 1983 beschriebene Art *Orca glacialis* mit keinem Wort erwähnt wird.

Insgesamt ist dieses Buch jedoch eine erfreuliche Neuerscheinung, der man eine weite Verbreitung wünscht. Es ist zu hoffen, daß seine Lektüre beim Leser auch eine gewisse Betroffenheit auslöst und damit um so mehr dazu beiträgt, für die Zukunft den Fortbestand dieser faszinierenden Säugetiere zu sichern, die durch den Menschen an den Rand der Ausrottung gebracht wurden.

G. Peters

Martín, A. (1987): *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife.* — 275 S. mit zahlreichen Abbildungen und Karten. — Instituto de Estudios Canarios, Monografia 32. Tenerife.

Seit Jahren wird auf den Kanarischen Inseln die systematische Erforschung der Vogelwelt von einheimischen Ornithologen betrieben. Vor allem an der Universität von La Laguna hat sich eine Gruppe junger Zoologen zusammengefunden, die mit großem Enthusiasmus unter zum Teil schwierigen Bedingungen vorbildliche Arbeit leisten. Einer ihrer prominentesten Vertreter ist Aurelio Martín, Professor am Zoologischen Institut der Universität La Laguna. Mit seinem Atlas der Brutvögel von Teneriffa legt er nun erstmals eine solide Kartierung vor, die sich an europäischen Vorbildern orientiert, insbesondere am „Atlas Ornithológico Español". Das Datenmaterial über die Brutvorkommen wurde überwiegend vom Autor selbst in 4 Jahren Feldarbeit gesammelt. Die Beobachtungen sind in 5x4 km Gitternetzkarten in vier Häufigkeitsabstufungen eingetragen. 60 Arten werden behandelt, von denen 52 regelmäßig auf der Insel brüten. Für jede Art wird ihre Verbreitung insgesamt und speziell auf den Kanarischen Inseln erwähnt, Funde von Teneriffa werden genau aufgelistet. Fast alle Arten werden in ansprechenden Zeichnungen abgebildet, die die Verbreitungskarten begleiten. Die Verbreitungsmuster werden jeweils kommentiert, auch hilft ein einleitender Abriß über die Geographie, das Klima und die Vegetation von Teneriffa bei der Interpretation. Viele Arten haben ein sehr kleines Brutareal, manche Art steht kurz vor dem lokalen Aussterben. Der Autor möchte mit seinem Werk auch eine Basis schaffen, um bei künftigen Kartierungen Bestands- und Arealveränderungen erkennen zu können. Wer die Vernichtung von Lebensräumen für die Tourismusindustrie auf den Kanarischen Inseln sieht, der weiß, wie begründet das Anliegen des Autors ist.

R. Hutterer

Ornithologen Kalender '89, *Jahrbuch für Vogelkunde und Vogelschutz.* Redaktion: E. Bezzel, H.-W. Helb, K. Witt. 272 S., Aula, Wiesbaden.

Der im vergangenen Jahr eingeführte Kalender für Ornithologen geht über einen handlichen Jahreskalender weit hinaus; neben aktuellen Informationen, Adressen, Fachzeitschriften, neuer Literatur und Beobachtungslisten enthält er kurze, fachlich fundierte Aufsätze, so in diesem Fall eine Artmonografie des Teichrohrsängers, einen Aufsatz über Methoden zur Dokumentation von Vogelspuren, usw. Kein Wegwerfkalender also, sondern eine Reihe zum Aufheben und Sammeln.

R. Hutterer

Donkelaar, H. J. ten, Bangma, G. C., Barbas-Henry, H. A., Boer-van Huizen, R. de & J. G. Wolters (1987): *The Brain Stem in a Lizard, Varanus exanthematicus.* Advances in Anatomy, Embryology and Cellbiology 107, 168 S., 69 Abb., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Die vorliegende Schrift ist eine überaus gründliche, durch immun-histochemische und tracer-Techniken methodisch moderne neuroanatomische Bearbeitung des Gehirnstammes von *Varanus exanthematicus*, dem Steppenwaran. In durchaus erschöpfender Weise wird, nach einem Einleitungs- und einem Material- und Methoden-Kapitel, in 12 klar untergliederten deskriptiven Kapiteln die große Datenfülle präsentiert und durch klare Zeichnungen und Photos erläutert und belegt. Ein Abschlußkapitel „Concluding Remarks" diskutiert Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Architektur des Gehirnstammes von Reptilien und Säugetieren.

Bei so hochspezialisierter, methodenbezogener Forschung gerät das untersuchte Tier als Ganzes leicht aus dem Blickfeld. Es interessiert die Autoren nur als Vertreter einer Großgruppe, innerhalb derer es austauschbar ist. Wichtig ist also „a lizard", weniger die untersuchte Waranart. Wenn von „evolution" die Rede ist, so ist nur die Evolution des Organbereichs Gehirnstamm gemeint, nicht aber z. B. die der Warane. So kommt es, daß in der Einleitung der Steppenwaran als Vertreter der „Dracomorpha" bezeichnet wird, einer von dem amerikanischen Neuroanatomen Northcutt geprägten Bezeichnung für im Enzephalisationsgrad ähnliche (weil ähnlich großwüchsige?), aber in keiner Weise miteinander verwandte Großechsen: *Tupinambis* (Teiidae) und *Iguana* (Iguanidae)!

Schließlich: Die (geographische) Herkunft der untersuchten Steppenwarane bleibt im Dunkeln. Dies ist insofern von Belang, als die das Untersuchungsobjekt abbildende Fig. 1 klar einen Kapwaran (*Varanus albigularis*) zeigt, dessen artliche Verschiedenheit von *V. exanthematicus* inzwischen völlig sicher ist.

W. Böhme

Holcík, J. (Hrsg.) (1986): *The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1, Part I. Petromyzontiformes.* 313 S., 48 Abb. und 49 Tabellen, Aula-Verlag Wiesbaden.

Von dem Gesamtwerk, welches an die bereits bekannten Handbücher der Vögel, der Reptilien sowie der Säugetiere Europas anknüpft, liegt der 1. Band der Fische, nämlich der Neunaugen, vor. In ähnlicher Weise wie jene liefert das Werk wesentlich umfassendere Information als die zahlreiche Literatur von Feldführern u. ä. Es behandelt die Morphologie, Entwicklung, Lebenszyklen, Verhalten und erläutert den allgemeinen Wissensstand über Systematik und Biologie jeder Art. Hier werden die Arten wie in den „Handbüchern" in je einem Kapitel abgehandelt; im Gegensatz zum Handbuch der Reptilien und Amphibien zum Beispiel erscheint allerdings der allgemeine Teil — so jedenfalls im 1. Band — ziemlich lang. Hier werden zunächst die Petromyzonten als Ordnung dargestellt und verglichen, was natürlich Wiederholungen in speziellen Teil zur Folge hat, da bei jeder Art außer der Systematik noch einmal die gesamte bekannte Biologie dargestellt wird. Die Bearbeitung der verschiedenen Taxa wird bisweilen von unterschiedlichen Autoren vorgenommen: P. G. Bianco, M. W. Hardisty und C. B. Renaud. Vielleicht ist auch dieser Umstand die Ursache dafür, daß sich eine uneinheitliche Schreibweise der Kürzel für die deutschen Namen eingeschlichen hat. So steht zum Teil D (für deutsch) und G (für German) in den ansonsten sehr nützlichen Angaben der Namen in verschiedenen europäischen Sprachen des insgesamt auf Englisch verfaßten Werkes. Nach jedem Kapitel sind umfassende Literaturangaben zu finden, so daß dieses Buch außer der direkten Information einen Einstieg in die einschlägige Literatur ermöglicht. Die 48 Abbildungen zeigen Schemata der Tiere, vor allem von der Maul-Bezahnung, sowie Verbreitungskarten, jahreszeitliche Populationskurven u. ä. Die 49 Tabellen geben Aufschluß über Variationen der morphometrischen Daten und ebenso populationsstatistischer Erhebungen wie zahlenmäßiges Geschlechterverhältnis oder Anteile an Adulten und Ammocoeten in verschiedenen Jahreszeiten, Fruchtbarkeitsparameter etc. Da nun schon die relativ wenigen Neunaugen-Arten bereits 313 Seiten einnehmen, läßt das ein sehr umfangreiches — hoffentlich nicht zu umfangreiches — Gesamtwerk erwarten, zumal die Knochenfische, die ja die eigentlichen Fische im engeren Sinne sind, eine wesentlich größere Bedeutung haben als die kleine Gruppe der Neunaugen.

K. Busse

Lelek, A. (1987): *Threatened Fishes of Europe (In: The Freshwater Fishes of Europe), Vol. 9.* 343 S., 85 Abb., Aula-Verlag Wiesbaden.

Als nächster, nach dem 1. Band, erschien der 9., der eine Ergänzung des Gesamtwerkes darstellt, da er nochmals die gesamte Ichthyofauna Europas erfaßt, diesmal aber nicht als Werk mit systematischem Ziel, sondern im Hinblick auf Gefährdung und Schutz der verschiedenen Arten mit einer Darstellung ihres Rückganges. Zunächst aber werden die allgemeinen natürlichen Verbreitungsumstände der Fische als Folge der Eiszeiten auf dem europäischen Kontinent behandelt.Es werden die Arten in der Folge in systematischer Reihung aufgelistet und mit einem Vermerk ihres jeweiligen Gefährdungsgrades versehen, wobei auffällt, daß die überwiegende Mehrheit der Arten als mehr oder minder gefährdet gilt. Der umfangreichste Teil des Buches besteht dann aber in einer Abhandlung jeder einzelnen Art. Nach kurzer Charakterisierung sind für jede Art eine potentielle Verbreitung (mit Karte) auf der Welt und innerhalb Europas und Angaben über ökologische Besonderheiten und Ansprüche vorhanden. Populationsverhältnisse sowie eine Diskussion über mögliche Rückgangsursachen werden angereiht. Jedes Kapitel endet mit einer Aufstellung über bereits bestehende Schutzmaßnahmen und Vorschläge zum weiteren Schutz. Die Verbreitungskarten stellen — wie bisher nachzuprüfen bei den Neunaugen — Wiederholungen dar. Sie stimmen aber darüberhinaus im 1. und 9. Band nicht in allen Einzelheiten überein. Die Artcharakterisierung hat — wohl um Wiederholungen zu vermeiden — folgerichtig auf Abbildungen verzichtet. Wie der 1. Band bildet auch der 9. eine gute Einstiegsmöglichkeit in seine jeweilige Thematik. Ein Artenregister der lateinischen Namen ist am Ende ebenso wie bei Band 1 vorhanden, wobei dies auch für die Trivialnamen, in verschiedenen Sprachen gemischt, jedoch in alphabetischer Reihenfolge, gilt.

K. Busse

Jacobs, W. & M. Renner (1988): *Biologie und Ökologie der Insekten. Ein Taschenlexikon.* 2., überarbeitete Auflage. 10 + 690 S., 1201 Abb. Fischer, Stuttgart & New York.

Dies ist die zweite Auflage des 1974 erschienenen „Taschenlexikon zur Biologie der Insekten". Der Text wurde durch Einarbeitung zusätzlicher Literatur, vorwiegend neuerer Originalarbeiten, ergänzt und aktualisiert, das Literaturverzeichnis wuchs auf mehr als 1700 Titel und damit fast auf das Doppelte an. Neue Abbildungen wurden eingefügt, einige der alten durch besser geeignete ersetzt. Trotz der dadurch bedingten Erweiterung konnte das bisherige handliche Format beibehalten werden; dies wurde möglich durch Verwendung einer kleineren Schrift und eines dünneren Papiers.

Die Anlage des Wörterbuchs ist von der ersten Auflage übernommen worden. Gattungen sind unter ihrem Namen aufgeführt mit Verweis auf das Stichwort, zumeist die Familie, unter dem sie behandelt sind. Dort treten die Gattungs- und Artnamen durch fetten Kursivdruck deutlicher als bisher hervor, was ihr Auffinden im fortlaufenden Text erleichtert. Die Überarbeitung führte vor allem zu einer Vermehrung der Information über die schon bisher behandelten Familien und Arten; es wurden aber auch neue Stichwörter eingefügt, darunter einige weniger bekannte oder exotische Familien, wie Blasticotomidae, Embolemidae, Paussidae, und die nur außerhalb Europas verbreiteten und artenarmen Ordnungen Notoptera und Zoraptera. Vorzugsweise sind Vertreter der mitteleuropäischen Fauna berücksichtigt, wie auch überwiegend Literatur aus dem deutschsprachigen Raum ausgewertet wurde, doch wurde das Mittelmeergebiet stärker als bisher einbezogen. Einige Änderungen zum Familienkonzept tragen neueren Auffassungen der Systematiker Rechnung, die Nomenklatur wurde in manchen Fällen dem aktuellen Stand angepaßt, ein Teil der Dipterenfamilien wird aber nach wie vor unter den überholten Namen geführt, die von den durch Opinion 678 (1963) verworfenen Gattungsnamen Meigens 1800 abgeleitet waren.

Schon die erste Auflage war eine reiche und gut erschlossene Quelle biologischen Detailwissens. Was damals über das Buch gesagt wurde (H. Klockenhoff, 1975, Bonn. zool. Beitr. 26: 292), gilt für die vorliegende zweite Auflage um so mehr: „Soviel allgemeinverständliche Information über die Lebensweise und das Verhalten der . . . Insekten ist wohl noch nie in einem solch handlichen . . . Taschenbuch vereinigt worden."

H. Ulrich

Raabe, M. (1982): *Insect neurohormones.* Aus dem Französischen übersetzt von N. Marshall, illustriert von D. Chervin. xv + 352 S., 91 Abb., 48 Tabellen. Plenum Press, New York & London.

Neurohormone, Botenstoffe, die in spezialisierten Nervenzellen gebildet werden, entlang der Axone wandern und in Neurohämalorganen an das Blut oder durch direkten Kontakt der Nervenendigungen mit dem Erfolgsorgan an dieses abgegeben werden, beeinflussen in vielfältiger Weise das Leben der Insekten. Sie aktivieren und hemmen die Tätigkeit anderer Hormonorgane, die ihrerseits physiologische Prozesse steuern, greifen aber auch unmittelbar in zahlreiche Lebensvorgänge ein.

Die Neuroendokrinologie der Insekten, eine recht junge Disziplin, hat eine Vielzahl von Einzelergebnissen erzielt, die für den Außenstehenden kaum zu überschauen sind und sich nur schwer zu einem Gesamtbild zusammenfügen lassen. Sind schon die morphologischen Gegebenheiten, Aufbau und Lage der Hormonorgane, ihre Innervierung und ihre Beziehungen zu den Erfolgsorganen, von Ordnung zu Ordnung und von Familie zu Familie verschieden, so scheint dies, nach den vorliegenden Erkenntnissen zu urteilen, noch mehr für die physiologischen Wirkungen zu gelten. Hier zeigt sich, daß die experimentelle Forschung, die sich naturgemäß auf wenige geeignete Versuchsobjekte beschränken muß und doch mit jeder Art nur Teilergebnisse erzielen kann, der Vielfalt der Insekten kaum gerecht zu werden vermag. Das vorliegende Wissen in einem Buch zusammenzufassen, ist deshalb eine schwierige Aufgabe. Die Verfasserin, seit Jahrzehnten in diesem Wissenschaftszweig tätig und an seiner Erschließung und Weiterentwicklung maßgeblich beteiligt, hat sie überzeugend gelöst.

Ein erstes Kapitel behandelt Bildung, Transport und Freisetzung der Neurohormone: neurosekretorische Zellen, ihre Cytologie, unterschiedliche Färbbarkeit und Lage im zentralen und peripheren Nervensystem, Neurohämalorgane (Corpora cardiaca und benachbarte Organe, Freisetzungsstellen an der Peripherie des Gehirns, perisympathische und distale Neurohämalorgane), direkte Abgabe an Erfolgsorgane und Transport von Neurosekreten entlang des Bauchmarks. Der größte Teil des Buches (Kapitel 2—10) ist den physiologischen Wirkungen der Neurohormone gewidmet: auf andere innersekretorische Organe (Häutungsdrüsen: Prothorakal-, Ventral-, Pericardial- und Peritrachealdrüsen, Follikelzellen in den Ovarien, Drüsenzellen der Corpora cardiaca, Corpora allata), auf das Diapausegeschehen, die Fortpflanzung (Entwicklung von Geschlechtsmerkmalen, Oogenese, Vitellogenese, Sekretion der Anhangsdrüsen, Pheromonproduktion, Sexualverhalten, Ovulation und Eiablage), die Kontraktilität der Visceralmuskeln, den Farbwechsel, rhythmisch auftretende Prozesse und Verhaltensweisen, Polymorphismus, Diurese, Stoffwechsel und physiologische Vorgänge in der Cuticula. Auf Wechsel- und Rückwirkungen wird eingegangen, wo immer auf solche geschlossen werden kann. Am Ende jedes Kapitels und in einem eigenen Abschnitt „Concluding Remarks" wird das zuvor gebotene Datenmaterial jeweils in allgemeinen Aussagen zusammengefaßt. In einem Anhang sind neuere Ergebnisse nach Veröffentlichungen aus den Jahren 1980 und 1981 referiert. Eine Liste von Übersichtsbeiträgen und monographischen Darstellungen zählt 43, das Literaturverzeichnis mehr als 1300 Titel. Ein Arten- und ein Sachregister bilden den Abschluß.

Die Erkenntnisse der Neuroendokrinologie sind in klar gegliederter und gut verständlicher Form dargeboten. In zahlreichen Tabellen sind die Daten der Literatur übersichtlich dargestellt, der Leser kann sich dadurch einen raschen Überblick verschaffen, an welchen Arten die einzelnen Ergebnisse erzielt wurden und wo sie veröffentlicht sind. Die Abbildungen tragen wesentlich zur Veranschaulichung der oft komplizierten Sachverhalte bei. Das Buch vermittelt ein plastisches und einprägsames Bild vom Stand des Wissens auf diesem interessanten, in rascher Entwicklung befindlichen Teilgebiet der Insektenendokrinologie und bildet sicher eine solide Grundlage für weitere Forschungen.

H. Ulrich

Kudrna, O. (1986): *Aspects of the Conservation of Butterflies in Europe.* Butterflies of Europe, Vol. 8, 323 S., 57 (25 farbige) Abbildungen. Aula-Verlag Wiesbaden.

Der achte Band der Handbuchreihe — als zweiter Band erschienen — beginnt mit einigen grundlegenden Gedanken über die Bedeutung der europäischen Tagfalter für den Naturschutz. Gründe für die Eignung gerade dieser Insektengruppe als Bioindikatoren bzw. ökologische Leitgruppe werden genannt. Der Autor macht deutlich, daß Tagfalterschutz gleichbedeutend ist mit Biotopschutz und daß durch die Erhaltung geeigneter Lebensräume nicht nur die Tagfalter selbst, sondern gleichzeitig etwa 30 000 weitere Insektenarten geschützt werden können. Anhand interessanter Beispiele wird die Sinnlosigkeit von Schutzprogrammen für einzelne Arten demonstriert.

Das folgende umfangreiche Kapitel ist den Gründen für den Rückgang der europäischen Schmetterlinge gewidmet. Nach einleitenden Darlegungen über die historische Biogeographie der behandelten Region zur Erläuterung des heutigen Verbreitungsbildes der einzelnen Arten werden die anthropogen bedingten Ursachen herausgestellt, wobei Kudrna biotopzerstörende Eingriffe wie Drainage, Grünlandintensivierung und Aufforstung an den Anfang seiner Betrachtung stellt. In einem eigenen Kapitel über das Für und Wider des Sammelns von Schmetterlingen gelangt der Autor zu dem Schluß, daß keine Art durch Sammeln allein gefährdet sei. Populationen, die durch andere Ursachen bereits stark dezimiert und isoliert seien, könnten jedoch sehr wohl durch übermäßiges Besammeln in ihrer Existenz bedroht werden. Nach Meinung des Autors trifft dies heute bereits auf etwa 22 % der Arten zu. Abschließend wird die Fragwürdigkeit von „Roten Listen" erörtert, auf die Mängel bisheriger, EDV-gestützter Erfassungsprogramme von Wirbellosen auf UTM-Gitterkartenbasis hingewiesen sowie unser gegenwärtiger Wissensstand kritisch analysiert. Die positive Rolle der Amateursammler für die Datenerhebung wird mehrfach gewürdigt.

Der nächste große Themenkomplex behandelt die Taxonomie als Grundlage für viele andere biologische Disziplinen. Aufgabe und Anwendung dieses Wissenschaftszweiges werden ebenso erklärt wie eine umfangreiche Sammlung von Fachbegriffen. Eine kommentierte Checkliste aller europäischen Tagfalterarten schließt sich an, gefolgt von einer vorläufigen Checkliste der Synonyme der Gattungs- und Artnamen. Letztere ermöglicht durch ihren sinnvollen Aufbau das schnelle Auffinden und die richtige Zuordnung auch ungebräuchlicher Namen. Leider werden an dieser Stelle auch schwerwiegende taxonomische Änderungen (Synonymisierungen eingeführter Gattungsnamen, Aufwertungen bisheriger Unterarten in den Artrang) ohne jede Erläuterung vorgenommen, was sicher mit dem Hinweis auf notwendige „Vereinfachung" der Nomenklatur nicht hinreichend begründet ist.

Angewandte Biogeographie ist das Thema des nächsten Kapitels. Nach der ausführlichen Begriffserklärung folgt eine mehrseitige Tabelle, die die heutige Verbreitung aller Tagfalterarten in den europäischen Staaten aufzeigt. Daran anschließend wird die „Biogeographische Disposition" der Arten anhand von Arealgröße, -zusammensetzung und -zugehörigkeit bewertet und daraus der sog. „Chorologische Index" berechnet, ein Zahlenwert zwischen 4 und 14, der die natürliche Überlebensfähigkeit der Arten beschreiben soll. Vorläufige Überlegungen zur Ökologie der europäischen Tagfalter beschließen diese Kapitel.

Alle bisherigen Überlegungen münden am Ende des Bandes in die Konstitution eines „Umfassenden Schutzprogramms einheimischer Tagfalter". Dazu gehört nach Auffassung des Autors vor allem die europaweite Erfassung noch vorhandener, wertvoller Schmetterlingshabitate und deren Schutz sowie spezielle Schutzprogramme für Arten, die akut vom Aussterben bedroht sind. Um den weiteren Rückgang der übrigen Arten zu stoppen, werden auch für sie spezielle, abgestufte Programme empfohlen. Richtlinien für das Sammeln von und den Handel mit Schmetterlingen werden vorgeschlagen und die Einrichtung eines Forschungs- und Koordinierungszentrums angeregt.

Eine Bibliographie von über 200 Titeln, abgestimmt und ausgewählt in Hinblick auf die behandelte Thematik, beschließt dieses Buch, das vor allem durch die Zusammenfassusng und Verarbeitung einer Vielzahl bisher weit verstreuter und daher schwer zugänglicher Daten und Fakten besticht, aber auch eine Fülle neuer Denkansätze bietet.

D. Stüning

Schleidt, W. M. (Hrsg., 1988): *Der Kreis um Konrad Lorenz: Ideen, Hypothesen, Ansichten.* 206 S., Parey, Berlin & Hamburg.

Das in der Reihe „Biologie und Evolution interdisziplinär" erschienene Buch trägt den Untertitel: Festschrift anläßlich des 85. Geburtstages von Konrad Lorenz am 7. 11. 1988. Zuvor hatte Wolfgang Schleidt, früher Assistent von Konrad Lorenz in Buldern und Seewiesen, Einladungsschreiben an Freunde und Schüler des Jubilars verschickt mit der Bitte, auf wenigen Seiten darzustellen, welche seiner Ideen oder Arbeiten das eigene Denken und Werk beeinflußt haben. So ein Einladungsschreiben kann ein ziemliches Problem sein, und mir scheint, daß einige in der Festschrift nicht vertretene Ethologen ihre Konflikte durch eine Absage gelöst haben. Immerhin haben 47 Autor(inn)en es gewagt, den schmalen Grat zwischen Pathos und persönlicher Entblößung zu betreten. Zum Teil sind kleine Abhandlungen über die Geschichte der Verhaltensforschung, über das eigene Forscherleben oder auch über ein ethologisches Problem dabei entstanden. Vieles ist interessant, manches amüsant, und auch einige neue Gedanken sind in den 170 Textseiten zu finden. Da die meisten Texte persönlich gehalten sind, kann auch nur mein persönlicher Eindruck wiedergegeben werden. Besonders lesenswert fand ich Lilli Koenigs Bericht über die Anfänge der Verhaltensforschung in Österreich und Wulf Schiefenhövels Betrachtung über den Zusammenhang zwischen Tragen bzw. Nichttragen der Säuglinge durch die Eltern und dem Krankheitsbild „angeborener Hüftschaden". Bemerkenswert ist auch, in wie vielen Texten ein kleines Buch als wesentlicher Anstoß für das eigene Forscherleben genannt wird, nämlich „Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen". Dieses Büchlein hat offensichtlich mehr zur Forschungsförderung beigetragen als eine Menge hochwissenschaftlicher Wälzer.

Am Ende der Festschrift gibt es ein Verzeichnis der in den 47 Beiträgen zitierten Literatur und ein Verzeichnis der wissenschaftlichen Schriften von Konrad Lorenz. Der Verlag liegt aber schief mit der Behauptung, das Verzeichnis der im Text zitierten 500 Veröffentlichungen umfasse die „wichtigsten Ergebnisse der Verhaltensforschung". Es bleibt ein Sammelsurium dessen, was die Autoren nun einmal zitiert haben, vorzugsweise sich selbst; zudem enthält es eine gehörige Portion von Arbeiten, die als „im Druck" oder gar „in Vorbereitung" angekündigt werden, also der kritischen Leserschaft noch gar nicht zugänglich sind. Um die Kritik abzuschließen, eine Bemerkung über den Umschlag, der ein wenig an die Testbilder beim Augenarzt erinnert: Es wäre erfreulich, wenn der Verlag den Begriff der Schönheit, der in etlichen Aufsätzen erwähnt wird, auch auf die äußere Gestaltung dieser ansonsten lesens- und empfehlenswerten Reihe anwenden würde.

R. Hutterer

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

— (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 39, Heft 4, 1988

INHALT

Systematics and zoogeography of *Tatera* (Rodentia: Gerbillinae) of north-east Africa and Asia
P. J. J. Bates 265

Shrews (Mammalia: Soricidae) from a Bronze Age deposit in Cyprus, with the description of a new subspecies
J. W. F. Reumer & U. Oberli 305

The systematics and zoogeography of Oriental and Australasian hornbills (Aves: Bucerotidae)
A. C. Kemp 315

The timing of moult, morphology, and an assessment of the races of the Red-winged Starling
A. J. F. K. Craig 347

Zur Brutsituation des Weißstorchs, *Ciconia ciconia*, in Anatolien (Stand 1987)
H. Kumerloeve 361

Vipera lebetina transmediterranea, a new subspecies of viper from North Africa, with remarks on the taxonomy of *Vipera lebetina* and *Vipera mauritanica* (Reptilia: Viperidae)
G. Nilson & C. Andrén 371

Systematics of *Bradypodion tenue* (Matschie, 1892) (Sauria: Chamaeleonidae) with a description of a new species from the Uluguru and Uzungwe Mountains, Tanzania
C. Klaver & W. Böhme 381

Die Anthicidae der Sammlung Johann Klapperich (Coleoptera)
G. Uhmann 395

A new *Epipsestis* (Lepidoptera, Thyatiridae) and records of some allies from China based on the Höne collection
H. Yoshimoto 409

Buchbesprechungen 417

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 40, Hefte 1—4, 1989 ISSN 0006-7172

Dank des Schriftleiters

Für den vorliegenden Band haben folgende Kollegen ein oder mehrere Manuskripte begutachtet: W. Bischoff, W. Böhme, P. Boye, K. Busse, M. Geisthardt, J. Haffer, F. Krapp, K.-H. Lampe, J. Niethammer, G. Peters, H. Roer, K.-L. Schuchmann und H. E. Wolters. Bei der redaktionellen Bearbeitung der Texte war Frau H. von Issendorff eine wertvolle Hilfe. Allen sei herzlich für ihre Mitarbeit gedankt.

Vom Band 40, 1989, erschienen

Heft 1	**(p. 1—72)**	**26. April 1989**
Heft 2	**(p. 73—164)**	**14. Juli 1989**
Heft 3—4	**(p. 165—300)**	**Dezember 1989**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1, Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006—7172

Inhalt des 40. Bandes

Bates, P. J. J. & D. L. Harrison: New records of small mammals from Jordan . 223
Bates, P. J. J.: siehe Harrison
Becker, H.-O., W. Böhme & S. F. Perry: Die Lungenmorphologie der Warane (Reptilia: Varanidae) und ihre systematisch-stammesgeschichtliche Bedeutung ... 27
Böhme, W.: siehe Becker
Clancey, P. A.: The taxonomy of the Green Barbets (Aves: Lybiidae) of the Eastern Afrotropics 11
Claussen, C.: siehe Marcos-García
Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster bei einigen madagassischen Viverriden und ein Vergleich mit festländischen Vertretern 78
Frank, F. † & B. Loos-Frank: Die Beute einer Hauskatze (*Felis catus*) aus 10 Jahren 205
Gosálbez, J.: siehe Ventura
Harrison, D. L. & P. J. J. Bates: Observations on two mammal species new to the Sultanate of Oman, *Vulpes cana* Blanford, 1877 (Carnivora: Canidae) and *Nycteris thebaica* Geoffroy, 1818 (Chiroptera: Nycteridae) 72
Harrison, D. L.: siehe Bates
Hinkelmann, C.: Notes on the taxonomy and geographic variation of *Phaethornis bourcieri* (Aves: Trochilidae) with the description of a new subspecies 98
Herrmann, A.: Die Vogelbeschreibungen Georg Markgrafs in der Historia Naturalis Brasiliae 183
Hoi-Leitner, M. & E. Kraus: Der Goldschakal, *Canis aureus* (Linnaeus, 1758), in Österreich 197
Hutterer, R.: siehe Molina
Hutterer, R.: siehe Vogel
Klockenhoff, H. F. † & J. Tendeiro: Three new species of the genus *Myrsidea* Waterston (Mallophaga, Menoponidae) parasitic on African shrikes (Aves, Laniidae) 273
Kraus, E.: siehe Hoi-Leitner
Lehmann, E. von: Zur Scheckung des Hausschafes 217
Loos-Frank, B.: siehe Frank
López-Jurado, L. F.: A new Canarian lizard subspecies from Hierro Island (Canarian Archipelago) 265
Marcos-García, M^a A. & C. Claussen: Description of *Cheilosia iberica*, new species, from the Iberian peninsula (Diptera, Syrphidae) 57
Molina, O. M^a & R. Hutterer: A cryptic new species of *Crocidura* (Mammalia: Soricidae) from Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands 84
Müller, H.-G.: *Gnathia wolffi* n. sp., a coral-reef inhabiting isopod from Kenya, with a key to the *Gnathia ferox* complex (Cymothoidea: Gnathiidae) 63
Müller, H.-G.: Shallow-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp. 122
Niethammer, J.: Gewöllinhalte der Schleiereule (*Tyto alba*) von Kos und aus Südwestanatolien 1
Nöhring, R.: Fritz Frank in memoriam 154
Perry, S. F.: siehe Becker
Räther, M.: Notes on four weevils in the tribe Cionini (Coleoptera: Curculionidae), associated with *Scrophularia nodosa* L. (Scrophulariaceae) Part I. Biology and ecology of the weevils 108
Rasmussen, J. B.: A taxonomic review of the *Dipsadoboa duchesnei* complex ... 249
Saiz Salinas, J. I.: Verzeichnis der rezenten Brachiopoden (Brachiopoda) von den iberischen Küsten und den angrenzenden Meeren 140
Sará, M.: siehe Vogel
Schüller, S.: Die Pantopodenfauna von Rovinj (Nördliche Adria) und der Jahreszyklus einiger Arten 285

Stawikowski, R.: Ein neuer Cichlide aus dem oberen Orinoco-Einzug: *Uaru fernandezyepezi* n. sp. (Pisces: Perciformes: Cichlidae) 19
Tendeiro, J.: siehe Klockenhoff
Tye, A.: Superspecies in the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae) 165
Ventura, J. & J. Gosálbez: Taxonomic review of *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758 (Rodentia, Arvicolidae) in the Iberian Peninsula 227
Vogel, P., R. Hutterer & M. Sarà: The correct name, species diagnosis, and distribution of the Sicilian shrew 243
Buchbesprechungen 69, 163, 297

Verzeichnis der neuen Taxa im 40. Band

Mammalia: Soricidae
  Crocidura ***osorio*** Molina & Hutterer n. sp. 86

Mammalia: Arvicolidae
  Arvicola terrestris ***cantabriae*** Ventura & Gosálbez n. subsp. 240

Aves: Trochilidae
  Phaethornis bourcieri ***major*** Hinkelmann n. subsp. 103

Reptilia: Lacertidae
  Gallotia simonyi ***machadoi*** López-Jurado n. subsp. 266

Pisces: Cichlidae
  Uaru ***fernandezyepezi*** Stawikowski n. sp. 21

Insecta: Syrphidae
  Cheilosia ***iberica*** Marcos-García & Classen n. sp. 57

Insecta: Menoponidae
  Myrsidea ***eurocephali*** Klockenhoff & Tendeiro n. sp. 273
  Myrsidea ***prionopsis*** Klockenhoff & Tendeiro n. sp. 275
  Myrsidea ***tchagrae*** Klockenhoff & Tendeiro n. sp. 278

Isopoda: Gnathiidae
  Gnathia ***wolffi*** Müller n. sp. 63

Pycnogonida: Rhynchothoracidae
  Rhynchothorax ***tiahurensis*** Müller n. sp. 127

72z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

JUN 2 - 1989
LIBRARIES

Band 40, Heft 1, 1989 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 1	S. 1—9	Bonn, April 1989

Gewöllinhalte der Schleiereule (*Tyto alba*) von Kos und aus Südwestanatolien

Jochen Niethammer

Abstract. The contents of barn owl pellets from the island of Kos and near Milet on the Turkish continent were analyzed (table 1). Each of them contained more than 1000 mammal specimens. In both places house mice and white toothed shrews (*Crocidura suaveolens*) constituted the main prey items. The house mice of Kos are *Mus musculus*, while those from the continent are *Mus abbotti*. Birds and rat-sized rodents are other important objects of prey on the island but not on the continent. The daily consumption of the Turkish barn owls is estimated to be about 70 g fresh weight. The most remarkable mammal species on Kos is the jird *Meriones tristrami*. With this exception its mammal fauna is rather similar to that of other islands close to the western Anatolian coast.

Key words. Diet, barn owl, Island of Kos, small mammals.

Einleitung

Die Schleiereule (*Tyto alba*) ist zwar nahezu weltweit verbreitet, in Vorderasien und Südosteuropa aber bisher nur spärlich belegt. Wie die inzwischen zahlreich analysierten Gewöllinhalte zeigen, bilden ihre Nahrung in erster Linie etwa 10—30 g schwere, bodenlebende Säugetiere und in geringem Umfang kleine Vögel, Reptilien, Amphibien und größere Gliederfüßer. In diesen Grenzen ist der Speisezettel bunt und artenreich. Daher sind Gewölle der Schleiereule auch besonders geeignet, über lokale Kleinsäugerfaunen Auskunft zu geben.

Am 3. April 1977 fand ich in einem von Touristen wenig besuchten, abseits gelegenen Gewölbe der Burg von Kos auf der gleichnamigen Insel einen großen Berg Eulengewölle, über dem eine Schleiereule abstrich und auf dem auch Federn der Schleiereule lagen. Ich konnte nur einen Teil mitnehmen, der Reste von mehr als 800 Wirbeltieren enthielt.

1979 erhielt ich einige weitere, sicherlich von *Tyto alba* stammende Gewölle, die Herr Richter etwa 4 km südwestlich von der Burg Kos in den Ruinen des Asklepion-Heiligtums gesammelt hatte.

Eine größere Gewöllserie sammelte schließlich Dr. H. Besenecker an einem nicht genau bezeichneten Ort im Innern von Kos. Herr Dr. G. Storch, der über die darin enthaltenen *Apodemus mystacinus* berichtet hatte (Storch 1977), machte mich auf dieses im Museum Senckenberg in Frankfurt aufbewahrte Material aufmerksam. Leider ließ sich der exakte Fundort auf der Insel nicht mehr ermitteln, da diesbezügliche Anfragen an Herrn Dr. Besenecker ohne Antwort blieben. Die 480 darin enthaltenen Säugetiere gehören den gleichen Arten an wie die in den Gewöllen von der Burg Kos. Sie werden hier nicht weiter berücksichtigt.

Der Fang einiger kleiner Säugetiere auf Kos (Tab. 1, Spalte 1 a) erleichterte die Bestimmung der in den Gewöllen enthaltenen Arten. Im Oktober 1985 fand Herr Dr. H.-J. Böhr aus Wiesbaden an drei Stellen im Mündungsgebiet des Mäander auf dem benachbarten kleinasiatischen Festland weniger als 100 km nördlich von Kos ebenfalls Gewölle der Schleiereule, die er mir zur Durchsicht schickte. Damit bot sich die Möglichkeit, die Beute der Schleiereule auf Insel und Festland zu vergleichen. Neben einer Übersicht über Insektenfresser und Nager auf Kos war damit eine Antwort auf die Frage zu erwarten, wie sich die unterschiedliche Zusammensetzung der Säugerfaunen auf die Ernährung der Schleiereulen auswirkt.

Material und Methoden

Zur Analyse wurden die Gewölle sorgfältig zergliedert. Die Mindestzahl der Säugetiere wurde nach der Zahl der Ober- und Unterkiefer bestimmt, die der Vögel und Amphibien auch nach der Zahl anderer Knochen, sofern diese eine höhere Zahl ergaben als die Schädel. Die Vogelreste von Kos hat Frau Appelt (1979) in ihrer Staatsexamensarbeit identifiziert. Die Säuger- und die meisten Vogelreste konnten mit determiniertem Material verglichen werden. Die Amphibien wurden nach Rage (1974) und Roček (1981) bestimmt. Die Gliederfüßer wurden nur grob zugeordnet und nach auffälligen Chitinresten gezählt, die von Gruppe zu Gruppe unterschiedlich waren.

Die Insel Kos ist 295 km² groß und an der nächsten Stelle etwa 5 km vom Festland entfernt. Ihre höchste Erhebung erreicht 846 m. Ihre Topographie ähnelt der anderer Mittelmeerinseln und ist durch ein Gemisch aus unterschiedlich bewirtschaftetem Kulturland mit eingestreuten Ödländereien und felsigen Erhebungen mit Phrygana gekennzeichnet.

Ergebnisse

Inhalt der Gewölle

In Tab. 1 sind die auf der Insel Kos und im Mäandertal ermittelten Säugetierarten und sonstigen Beutetiere in den Gewöllen der Schleiereule aufgeführt. Außerdem enthält sie eine Übersicht der von Kos bisher nachgewiesenen terrestrischen Säugetiere mit Ausnahme der Fledermäuse. Die Liste ist wie folgt zu kommentieren:

Einen Igel nennt bereits Wettstein (1941) für Kos. Ich sah am 4. 4. 1977 auf der Straße ein plattgefahrenes Exemplar. Nach der Gesamtverbreitung kann es sich nur um *Erinaceus concolor* gehandelt haben. Die größeren Weißzahnspitzmäuse (*Crocidura*) wurden in Vorderasien und auf den vorgelagerten Inseln bis vor wenigen Jahren drei verschiedenen Arten zugeordnet: *C. russula*, *C. gueldenstaedti* und *C. suaveolens.* Zytotaxonomische und gelelektrophoretische Befunde (Catzeflis et al. 1985) haben ergeben, daß es sich wahrscheinlich nur um eine Art, *C. suaveolens*, handelt. Pieper (1965—66) wies erstmals auf Kos eine *Crocidura* nach, die er als *C. russula* bezeichnete.

Herr Prof. Dr. D. Hafemann aus Mainz berichtete, er habe im Herbst auf Kos einen Jäger mit einem frisch geschossenen Hasen gesehen. Kaninchen kommen nach ihm auf der Insel vor, und ich sah ebenfalls flüchtige Leporiden, die ich für Kaninchen hielt.

Auf den Abschuß von Füchsen sollen auf der Insel Prämien gezahlt werden. Ein wohl von der Insel stammendes Fuchsfell hing als Vogelscheuche an einer Stange.

Der bereits Pieper (1965—66) gelungene Nachweis der Rennmaus *Meriones tristrami* ist insofern bemerkenswert, als es sich um das bisher einzige Vorkommen eines Gerbilliden auf einer Insel im östlichen Mittelmeer und in einem europäischen Land (die Sowjetunion ausgenommen) handelt. Allerdings schließt das Vorkommen unmittelbar an das Verbreitungsgebiet in Kleinasien an, wie die Karte bei Kock et al. (1972) zeigt.

Tabelle 1: Säugetiere auf Kos (1 a) nach Fallenfängen und Mitteilungen sowie Beutetiere aus Gewöllen der Schleiereule (1 b, 1 c) sowie aus dem Mündungsgebiet des Mäander in Kleinasien (2 a—c). 1 b: Burg der Stadt Kos; 1 c: Asklepion; 2 a: Ruinen von Milet; Kulturland im Schwemmland des Mäander in Meereshöhe, überwiegend mit Baumwolle bestanden; 2 b: Naturhöhle im unteren Drittel der bis 1200 m ansteigenden Berge nördlich von Milet, Umgebung Kulturland, Phrygana; 2 c: Naturhöhle an küstennahem Weg mit Phrygana im Mäandertal.

Art	1 a	1 b	1 c	2 a	2 b	2 c
Ostigel (*Erinaceus concolor*)	1	—	—	—	—	—
Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens*)	4	279	12	17	84	167
Wimperspitzmaus (*Suncus etruscus*)	—	16	2	11	11	39
Feldhase (*Lepus europaeus*)	+	—	—	—	—	—
Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*)	+	—	—	—	—	—
Fuchs (*Vulpes vulpes*)	+	—	—	—	—	—
Rennmaus (*Meriones tristrami*)	1	40	1	—	—	—
Zwerghamster (*Cricetulus migratorius*)	—	—	—	1	—	—
Feldmaus (*Microtus arvalis*)	—	—	—	—	9	19
Hausmaus (*Mus* sp.)	24	167	37	111	151	597
Ratten (*Rattus* sp.)	2	79	14	—	—	—
Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*)	4	40	5	—	—	—
Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*)	6	45	2	—	18	39
Vögel	—	197	3	3	4	20
Froschlurche (Anuren)	—	3	—	2	1	3
Gliederfüßer (Arthropoden)	—	—	—	10	6	12
	42	866	76	155	284	896

Die Artzugehörigkeit der in Kleinasien und in Tab. 1 als *Microtus arvalis* bezeichneten Wühlmäuse ist nicht geklärt. Die in Südosteuropa früher zu *M. arvalis* gerechneten Populationen gehören einer anderen Art, *M. epiroticus*, an, die morphologisch aber kaum von *arvalis* zu unterscheiden ist. Zur Entscheidung der Frage ist die Chromosomenuntersuchung kleinasiatischer „Feldmäuse" notwendig. Erst seit wenigen Jahren ist gesichert, daß in Südosteuropa und Vorderasien nicht eine, sondern zwei Arten der Gattung *Mus* leben, nämlich die kommensale Hausmaus (*Mus musculus*) und der vom Menschen weniger abhängige, kurzschwänzige *Mus abbotti*, wie vor allem Bonhomme et al. (1984) mit gelelektrophoretischen Methoden zeigten. Kratochvíl (1986 a und b) hat die morphologischen Unterschiede zwischen beiden Arten ausführlich untersucht und auch eine Reihe von Kennzeichen am Schädel und Gebiß beschrieben. Alle 24 mit Schlagfallen auf Kos gefangenen Hausmäuse stammen aus dem Freiland und wurden mindestens 50 m vom nächsten Haus entfernt erbeutet. Trotzdem gehören sie durchweg der Kommensalform *Mus musculus* an, wie unter anderem der graue, gegen die Rückenfärbung nicht deutlich abgesetzte Bauch und der etwa körperlange Schwanz zeigen. Auch die Hausmäuse aus den Gewöllen von Kos dürften ohne Ausnahme zu *Mus musculus* gehören. Hingegen erwies sich eine Stichprobe von 20 Ober- und Unterkiefern aus Gewöllen vom Festland als überwiegend oder ausschließlich zu *Mus abbotti* gehörig. Dies ergeben schon die Längen der oberen Molarenreihen, die sich bei beiden Arten kaum überschneiden (Felten et al. 1974). Sie betrugen bei 17 gefangenen *Mus* von Kos 2,9—3,2 ($\bar{x}$ = 3,08) mm, bei 20 Gewöllschädeln von Kos 2,8—3,2 ($\bar{x}$ = 3,06) mm, dagegen bei 20 *Mus* aus dem Mäandertal 3,2—3,7 ($\bar{x}$ = 3,47) mm.

Tabelle 2: Vögel in den Gewöllen von Kos und aus dem Mäandertal. Bezeichnungen wie in Tab. 1 Wenige Vögel blieben unbestimmt.

Art	1b	1c	1d	2a	2b	2c
Kampfläufer (*Philomachus pugnax*)	—	—	3	—	—	—
Türkentaube (*Streptopelia decaocto*)	—	—	1	—	—	—
Schleiereule (*Tyto alba*)	1	—	1	—	1	—
Eisvogel (*Alcedo atthis*)	—	—	—	—	1	—
Haubenlerche (*Galerida cristata*)	1	—	6	—	4	—
Feldlerche (*Alauda arvensis*)	1	1	12	—	—	1
Kalanderlerche (*Melanocorypha calandra*)	—	—	—	—	—	1
Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*)	—	—	4	—	—	—
Mehlschwalbe (*Delichon urbica*)	1	—	—	—	—	—
Schafstelze (*Motacilla flava*)	—	—	—	—	—	2
Brachpieper (*Anthus campestris*)	—	—	1	—	2	—
Würger (*Lanius* sp.)	—	—	2	—	—	—
Hippolais oder *Locustella*	—	—	4	—	—	—
Gartengrasmücke (*Sylvia borin*)	4	—	—	—	—	—
Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*)	2	—	1	—	—	—
weitere Grasmücken (*Sylvia* sp.)	2	—	3	—	—	—
Laubsänger, Zilpzalp-Größe (*Phylloscopus*)	—	—	1	1	2	1
Rotschwanz (*Phoenicurus* sp.)	—	—	5	—	1	—
Singdrossel (*Turdus philomelos*)	3	—	7	—	1	—
Grauammer (*Emberiza calandra*)	1	—	12	—	2	—
kleinere Ammer (*Emberiza caesia*)?	—	—	1	—	1	—
Buchfink (*Fringilla coelebs*)	10	—	—	—	2	1
Girlitz (*Serinus serinus*)	2	—	—	—	—	—
Grünling (*Carduelis chloris*)	12	—	—	—	—	—
Stieglitz (*Carduelis carduelis*)	4	—	—	—	—	—
Haussperling (*Passer domesticus*)	152	2	6	—	2	—
Star (*Sturnus vulgaris*)	1	—	—	—	—	—

Auf Kos kommen Haus- und Wanderratte (*Rattus rattus* und *R. norvegicus*) vor. 1977 fing ich dort mit einer Schlagfalle eine Hausratte und fand eine überfahrene Wanderratte (Kopfrumpflänge 155 mm, Schwanz 135 mm, Hinterfuß 38 mm, Ohr 14,5 mm). In den Gewöllen ist die Artunterscheidung etwas unsicher. Nach der Gestalt des M^1 (vorderer Außenhöcker deutlich oder kaum abgesetzt; Vordercingulum fehlend oder vorhanden) habe ich von 60 Oberschädeln 34 *R. rattus* und 26 *R. norvegicus* zugeordnet.

Die kleineren Individuen aus der Gattung *Apodemus* könnten zu *A. sylvaticus*, *A. microps* oder *A. flavicollis* gehören. Die vier mit Schlagfallen gefangenen Exemplare waren nach Färbung und Maßen typische *A. sylvaticus*: Sie besaßen schmale, längliche Kehlflecke und 21,5—22,5 mm lange Hinterfüße. Die oberen Molarenreihen waren 3,7—3,9 mm, bei 19 Gewöllschädeln 3,6—3,9 mm lang. Damit können *A. microps* und *A. flavicollis* ausgeschlossen werden.

Die Nachweise von *Suncus etruscus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* und *Apodemus sylvaticus* für Kos sind neu, aber nach der Kenntnis der Kleinsäuger-Verbreitung auf anderen Inseln nicht überraschend. Die Vögel bilden auf Kos in der Nahrung der Schleiereule einen ungewöhnlich hohen Anteil von etwa 21 % nach der Individuenzahl. Überwiegend sind es Haussperlinge (Tab. 2), daneben meist etwa sperlingsgroße, am Ort nicht seltene andere Singvogelarten. Die Schleiereulenreste stammen vermutlich nicht aus Gewöllen, sondern von am Ort gestorbenen Vögeln. Bei den Singvögeln ließen sich manche Arten wegen ihrer Ähnlichkeit mit nahen Verwandten nicht genau bestimmen. Bemerkenswert ist der durch mehrere charakteristische Knochen gut gesicherte Nachweis des Eisvogels.

Die Amphibienreste von Kos stammen alle von der Syrischen Knoblauchkröte (*Pelobates syriacus*), zu der auch vier Exemplare aus dem Mäandertal gehören. Sie wurden nach dem sehr charakteristischen Sacrum als *Pelobates* bestimmt (Rage 1974). Zwei Parasphenoide zeigen die für *P. syriacus* spezifische Gestalt (Roček 1981). Auch nach der sonstigen Verbreitung kommt von den drei europäischen *Pelobates*-Arten nur *P. syriacus* in Frage (Engelmann et al. 1986). Knochen von zwei weiteren Anuren aus dem Mäandertal gehören wohl zu Seefröschen (*Rana ridibunda*).

Die Gliederfüßerreste aus dem Mäandertal verteilen sich auf 2 Maulwurfsgrillen, etwa 15 Heuschrecken und 13 Käfer.

Nahrungsbedarf der Schleiereule

Um festzustellen, welche Nahrungsmenge etwa ein Gewölle repräsentiert, wurden die Inhalte vollständiger, aus dem Mäandertal stammender Gewölle einzeln notiert. Da die meisten entweder nur Hausmäuse oder Hausmäuse und Gartenspitzmäuse enthielten, beschränke ich mich der Einfachheit halber auf solche Gewölle (Tab. 3). 71 Gewölle erbrachten 1—10, am häufigsten (20 Fälle) 4 Kleinsäuger. 10 *Mus abbotti* aus Griechenland, die überwiegend ausgewachsen waren, wogen 13—19 g (Niethammer 1974). Wegen des eher höheren Anteils von Jungtieren setzte ich als Hausmausgewicht für die Gewölle 15 g an, für *Crocidura suaveolens* aus ähnlichen Erwägungen 8 g. Mit diesen Werten ergaben sich Beutegewichte zwischen etwa 10 und 100 g, im Mittel 50 g für die Gewölle. Da Schleiereulen nach Glutz & Bauer (1980) täglich im Durchschnitt 1,4 Gewölle hervorbringen, ergibt sich eine mittlere tägliche Nahrungsaufnahme von 70 g. Diese recht grobe Schätzung stimmt mit Angaben aus der Literatur gut überein (Glutz & Bauer 1980).

Tabelle 3: Beutetierzahlen in vollständigen Gewöllen der Schleiereule aus dem Mäandertal. In den Spalten die *Mus*-, in den Zeilen die *Crocidura*-Zahlen.

		Mus abbotti						
		1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
Crocidura suaveolens	0	4	10	15	11	3	2	1
	1	3	2	7	4	1	—	—
	2	—	2	2	2	—	—	—
	5	—	—	1	—	—	—	—
	8	—	1	—	—	—	—	—

Die Kleinsäuger auf Kos und weiteren östlichen Randinseln der Ägäis

Mit sicherlich über 1000 identifizierten Individuen von Kleinsäugern dürften die Arten auf Kos mit Ausnahme der Fledermäuse ziemlich vollständig erfaßt sein. Der

Bestand kann daher mit dem anderer Inseln in ähnlicher Lage verglichen werden (Tab. 4). Auf allen fünf in Tab. 4 aufgeführten Inseln sind Igel, Gartenspitzmaus, Hausmaus, Hausratte und Felsenmaus nachgewiesen. Wimperspitzmaus und Waldmaus sind bisher nur von den drei südlicheren Inseln bekannt. Da von Lesbos und Chios aber noch keine Schleiereulengewölle untersucht werden konnten, könnte hier *Suncus etruscus* trotzdem vorkommen. Das könnte auch für die Waldmaus auf Lesbos gelten. Dagegen sind *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* auf Chios im Holozän ausgestorben (Kock 1974). Gut gesichert ist, daß *Mus abbotti* auf Kos fehlt, auf Chios aber neben *Mus musculus* vorkommt. Ob die Art auf den übrigen Inseln tatsächlich nicht vorhanden ist, bedarf weiterer Untersuchung. *Rattus norvegicus* ist auf anderen Inseln vielleicht bisher nur übersehen worden. Dagegen dürfte die Existenz von *Meriones tristrami* auf Kos für die Ägäischen Inseln einzigartig sein.

Tabelle 4: Das Vorkommen kleiner terrestrischer Säugetierarten auf fünf Inseln vor der kleinasiatischen Küste. Rhodos nach Zimmermann (1953), Wettstein (1941) und Pieper (1965—66); Kos s. diese Arbeit; Samos nach van Laar und Daan (1967); Chios nach Kock (1974); Lesbos nach Ondrias (1965, 1966, 1969), Catzeflies et al. (1981) und Pieper (1985). Igel auf Chios und Lesbos s. Giagia und Ondrias (1980).

Art	Rhodos	Kos	Samos	Chios	Lesbos
Ostigel (*Erinaceus concolor*)	+	+	+	+	+
Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens*)	+	+	+	+	+
(*Crocidura lasia*)	—	—	—	—	+
Wimperspitzmaus (*Suncus etruscus*)	+	+	+	—	—
Kaukasus-Hörnchen (*Sciurus anomalus*)	—	—	—	—	+
Blindmull (*Microspalax nehringi*)	—	—	—	—	+
Rennmaus (*Meriones tristrami*)	—	+	—	—	—
Feldmaus (*Microtus arvalis*)	—	—	—	—	+
Mittelmeer-Feldmaus (*Microtus guentheri*)	—	—	—	—	+
Hausmaus (*Mus musculus*)	+	+	+	+	+
Orient-Hausmaus (*Mus abbotti*)	—	—	—	+	—
Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*)	+	+	+	—	—
Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*)	—	—	—	—	+
Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*)	+	+	+	+	+
Hausratte (*Rattus rattus*)	+	+	+	+	+
Wanderratte (*Rattus norvegicus*)	—	+	—	—	—

Die vier südlicheren Inseln Rhodos, Kos, Samos und Chios besitzen eine recht ähnliche und im Vergleich zum Festland artenarme Kleinsäugerfauna. Demgegenüber ist der Artenbestand auf Lesbos hoch.

Wie lange Kos eine Insel ist, weiß man nicht. Der nur geringe Abstand zum Festland und die heute auf der Insel lebenden Säugetiere lassen aber vermuten, daß die Insel erst im Holozän isoliert wurde. Es ist schwer vorstellbar, daß *Meriones tristrami* im letzten Glazial auf Kos überleben konnte. Außerdem sind bisher keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den auf Kos und dem benachbarten Festland lebenden Kleinsäugern bekannt. So stimmen die Mittelwerte einer Reihe von willkürlich zusammengestellten Maßen auf Insel und Festland gut überein (Tab. 5). Wurzelverschmelzungen an M^1 und M^2, wie sie für viele Inselpopulationen der Waldmaus bezeichnend sind, konnte ich bei 25 Schädeln von Kos in keinem Fall finden.

Tabelle 5: Vergleich einiger Maße (mm) von Kleinsäugern von Kos und dem benachbarten kleinasiatischen Festland (Mäander-Mündung). Cbl = Condylobasallänge, Corh = Coronoidhöhe, oZr = Länge der oberen Molarenreihe, an den Kronen gemessen, Postgl = Postglenoidbreite, Var = Variationsbreite, Zyg = Maxillarbreite. *Apodemus sylvaticus* vom Festland: Fallenfänge bei Smyrna; *Meriones* vom Festland: nach Kock et al. (1972); sonstiges Material: s. Tab. 1.

Art	Maß	Kos			Festland		
		n	Var	$\bar{x}$	n	Var	$\bar{x}$
Crocidura suaveolens	Zyg	20	5,5— 6,0	5,76	20	5,4— 6,1	5,73
	Postgl	20	5,7— 6,3	5,97	20	5,6— 6,3	5,96
	Corh	20	4,2— 4,6	4,38	20	4,1— 4,7	4.32
Suncus etruscus	Zyg	12	4,0— 4,3	4,14	11	3,9— 4,3	4,06
	Corh	7	3,0— 3,2	3,08	9	3,0— 3,3	3,04
Apodemus mystacinus	oZr	20	4,6— 5,1	4,83	20	4,6— 5,0	4,85
Apodemus sylvaticus	oZr	19	3,6— 3,9	3,74	13	3,6— 4,0	3,86
Meriones tristrami	Cbl	16	35,2—38,9			—38,5	

Diskussion

Ein Vergleich der Gewölle von Kos und aus dem Mäandertal zeigt bemerkenswerte Unterschiede. Während auf dem Festland kein einziges rattengroßes Nagetier (*Rattus*, *Meriones*) enthalten ist und die Vögel nur etwa 2 % ausmachen, sind es auf Kos 14 % „Ratten" und 21 % Vögel. Möglicherweise ist die Ausweitung des Beutespektrums auf der Insel die Folge zeitweiliger Engpässe bei den sonst bevorzugten Kleinsäugerarten. Die Regel sind solche Abweichungen auf Inseln zwar nicht. Gelegentlich kommt aber auch sonst mehr untypische Beute vor wie in Gewöllen der Schleiereule von Kithira mit 60 *Rattus rattus* unter 99 Beutetieren (Niethammer 1971).

Cricetulus migratorius, *Mus abbotti* und *Microtus*, die auf dem Festland nachgewiesen wurden, fehlen auf der Insel. Erstaunlich ist, daß im Mäandertal *Apodemus sylvaticus* völlig fehlte, eine Art, die in Kleinasien häufig und verbreitet ist. Vielleicht wurde sie hier weitgehend durch *Mus abbotti* ersetzt. Auch auf Chios ist *Apodemus sylvaticus* verschwunden, auf einer Insel, die im Gegensatz zu Kos auch *Mus abbotti* beherbergt.

Mus musculus lebt auf Kos auch im Freiland im Gegensatz zur festländischen Türkei, wo die Art nach Felten et al. (1971) nur in Häusern und Siedlungen vorkommt. Dies spricht für Konkurrenz zwischen *Mus musculus* und *Mus abbotti* bei Überlegenheit von *Mus abbotti* im Freiland.

Danksagung

Den Herren Richter, Dr. H.-J. Böhr, Wiesbaden, und Dr. G. Storch, Museum Senckenberg, Frankfurt, danke ich für Überlassung und Ausleihen von Gewöllmaterial, Herrn Prof. Dr. D. Hafemann, Mainz, für einige Angaben über Säugetiere von Kos, den Herren Dr. F. Krapp und Dr. R. Hutterer, Museum A. Koenig, Bonn, für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Zusammenfassung

Inhalte von Schleiereulen-Gewöllen mit jeweils über 1000 Beutetieren von der Insel Kos und aus dem Mündungsgebiet des Mäander in Kleinasien werden mitgeteilt (Tab. 1). In beiden

Gebieten sind zwar Hausmäuse und Gartenspitzmäuse die häufigsten Beutetiere, doch handelt es sich bei der Hausmaus auf Kos um *Mus musculus*, bei der vom Festland um *Mus abbotti.* Auf Kos sind im Gegensatz zum Festland rattengroße Nager und Vögel wichtige Bestandteile der Gewölle. Nach dem Inhalt vollständiger Gewölle wird die mittlere tägliche Nahrungsmenge der Schleiereule auf 70 g Frischgewicht geschätzt. Kos zeichnet sich durch das Vorkommen von *Meriones tristrami* aus. Der sonstige Bestand an Säugetieren ähnelt dem anderer Randinseln der westanatolischen Küste (Tab. 4). Größenunterschiede zwischen Kos und dem benachbarten Festland, die bei 5 autochthonen Arten überprüft wurden, scheinen dort nicht zu bestehen.

Literatur

Appelt, M. (1979): Vögel aus Schleiereulen-Gewöllen von der Insel Kos. — Staatsexamensarbeit Bonn.

Besenecker, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1972): Eine holozäne Kleinsäuger-Fauna von der Insel Chios, Ägäis. — Senckenbergiana biol. 53: 145—177.

Bonhomme, F., J. Catalan, J. Britton-Davidian, V. M. Chapman, K. Moriwaki, E. Nevo & L. Thaler (1983): Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus.* — Biochem. Genetics 22: 275—303.

Catzeflis, F., T. Maddalena, S. Hellwing & P. Vogel (1985): Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). — Z. Säugetierkunde 50: 185—201.

Engelmann, W.-E., J. Fritzsche, R. Günther & F. J. Obst (1986): Lurche und Kriechtiere Europas. — F. Enke Verlag, Stuttgart, pp. 420.

Felten, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1971): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil I. — Senckenbergiana biol. 52: 293—424.

—, —, — (1971): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil II. — Senckenbergiana biol. 54: 227—290.

Giagia, E. B. & J. C. Ondrias (1980): Karyological analysis of Eastern European hedgehog *Erinaceus concolor* (Mammalia, Insectivora) in Greece. — Mammalia 44: 59—71.

Glutz von Blotzheim, U. & K. Bauer (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9. — Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 1148.

Kock, D. (1974): Zur Säugerfauna der Insel Chios, Ägäis. — Senckenbergiana biol. 55: 1—19.

—, F. Malec & G. Storch (1972): Rezente und subfossile Kleinsäuger aus dem Vilayet Elazig, Ostanatolien. — Z. Säugetierkunde 37: 204—229.

Kratochvíl, J. (1986 a): *Mus abbotti* — eine kleinasiatisch-balkanische Art (Muridae — Mammalia). — Folia Zool. 35: 3—20.

— (1986 b): Die intraspezifische Evolution der Art *Mus domesticus.* — Acta Sc. Nat. Brno 20: 1—49.

Laar, V. van & S. Daan (1967): The Etruscan shrew, *Suncus etruscus* (Savi, 1822), found on Samos, Greece. — Z. Säugetierkunde 32: 174—175.

Niethammer, J. (1971): Kleinsäuger von Kithira, Griechenland. — Säugetierkdl. Mitt. 19: 363—365.

— (1974): Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. — Bonn. Zool. Beitr. 25: 28—55.

Ondrias, J. (1955): Die Säugetiere Griechenlands. — Säugetierkdl. Mitt. 13: 109—127.

— (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. — Säugetierkdl. Mitt. 14: Sonderheft, 136 pp.

— (1969): Die Ussuri Groß-Spitzmaus, *Crocidura lasiura* Dobson, 1890, der Ägäischen Insel Lesbos. — Z. Säugetierkunde 34: 353—358.

Pieper, H. (1965—66): Über einige bemerkenswerte Kleinsäuger-Funde auf den Inseln Rhodos und Kos. — Acta biol. Hellenica 1: 21—28.

— (1981): Zur Säugetiernahrung des Uhus (*Bubo bubo*) auf der griechischen Insel Lesbos. — Vogelwelt 102: 55—56.

Rage, J.-C. (1974): Les batraciens des gisements quaternaires Européens. Détermination ostéologique. — Bull. mens. Soc. Linn. Lyon 43: 276—289.
Roček, Z. (1981): Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. — Acta Univ. Carolinae — Biol. 1980: 1—164.
Storch, G. (1975): Eine mittelpleistozäne Nager-Fauna von der Insel Chios, Ägäis. — Senckenbergiana biol. 56: 165—189.
— (1977): Die Ausbreitung der Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*). Zur Problematik der Inselbesiedlung und Tiergeographie in der Ägäis. — Natur Museum 107: 174—182.
Wettstein, O. von (1941): Die Säugerwelt der Ägäis, nebst einer Revision des Rassenkreises von *Erinaceus europaeus*. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 1941: 245—278.
Zimmermann, K. (1953): Das Gesamtbild der Säuger-Fauna Kretas. — Z. Säugetierkunde 17: 67—72.

Prof. Dr. J. Niethammer, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 1	S. 11—18	Bonn, April 1989

The taxonomy of the Green Barbets (Aves: Lybiidae) of the Eastern Afrotropics

P. A. Clancey

Abstract. The Green Barbet group is distributed in a disrupted chain of isolated populations from coastal Kenya and north-eastern Tanzania, south to Zululand in South Africa. The phylogenetic background to the group is obscure and has resulted in the forms concerned being placed in six different genera since being introduced to science by G. E. Shelley in 1880. A re-assessment of the taxonomy of the complex based on a study of its morphological parameters, evolutionary radiation and ecological backgrounds, vocalization and unique employment of non-vocally produced sounds in response to the playing of recordings of its voice, etc., confirms that it is more satisfactory to assemble Green Barbet forms in their own genus — *Cryptolybia* — rather than merge them with the widely differing savanna barbet plexus currently arranged in the genus *Stactolaema*. It was also concluded that *Cryptolybia* is a polytypic genus comprising two allospecies (*C. olivacea* and *C. woodwardi*), both of which in turn are polytypic, this approach being preferable to according it monotypic status. The taxon *belcheri* of southern Malawi and adjacent northern Mozambique is left as a subspecies of *C. olivacea* pending further field research.

Key words. Aves, Lybiidae*), *Cryptolybia*, Africa, radiation, allospecies, behaviour, canopy.

The so-called Green Barbet of the genus *Cryptolybia* (vide Clancey, 1979a; Wolters, 1976 & 1980) ranges disruptedly from coastal Kenya to the eastern highlands of Tanzania, south-west to the mountains clustered round the northern end of Lake Malawi. South of this fragmented chain of three closely similar subspecies (see Jensen & Stuart, 1982), a single distinctive isolate is found in forest on the Rondo Plateau, south-west of Lindi, in the south-east of Tanzania (Clancey, 1979b), with a further group of montane forest birds present in the southern highlands of Malawi and immediately adjacent Mozambique. These last ones are sharply differentiated from the foregoing taxa in being olivaceous black along the sides of the head and on the fore-throat to the upper breast. The final isolate of the present complex occurs far to the south in the Ngoye Forest in Zululand, its closest morphological analogue being the equally small Rondo Plateau population, both of which are distinctive in having lemon yellow superciliary streaks, ear-coverts and temporal surfaces. The forms of the present barbet complex are largely olivaceous with a brownish pileum and yellowish edges to the outer vanes of the remiges, and lack white in any part of the plumage. They affect the canopy of evergreen lowland and sub-montane forest and are completely sedentary.

The generic treatment of the African Green Barbets has varied widely ever since Shelley, in 1880, described *Barbatula olivacea* from a small forest near Mombasa, in coastal Kenya, the species being placed over the years in the following genera:

---

*) Lybiidae used in furtherance of the recommendation of Sibley et al., 1988 (The Auk 105: 409—423) to separate the African from New World Barbets, where use of the family Capitonidae is restricted to Central and South American taxa.

Barbatula Lesson, 1837 — pre-occupied
Pogoniulus Lafresnaye, 1844 — type-species *Bucco pusillus* Dumont, 1816
Gymnobucco Bonaparte, 1850 — type-species *Bucco calvus* Lafresnaye, 1841
Buccanodon Hartlaub, 1857 — type-species *Barbatula duchaillui* Cassin, 1855
Stactolaema Marshall & Marshall, 1870 — type-species *Buccanodon anchietae* Bocage, 1869
Cryptolybia Clancey, 1979 — type-species *Barbatula olivacea* Shelley, 1880.

The most recent researched contributions on Afrotropical barbets are those of Short and Horne (1985) and their 1988 treatment of the family Lybiidae in "The Birds of Africa", volume 3, and the slightly earlier generic assessment of the family by Wolters (1976). In his contribution Wolters placed *C. olivacea* in the subgenus *Stactolaema* of the genus *Gymnobucco*, at the same time pointing out that *olivacea* was probably worthy of arrangement in a separate monotypic genus. Later, Goodwin (in Goodwin & Clancey, 1978), viewed *olivacea* as an enlarged tinkerbird or tinker barbet, placing it in *Pogoniulus*. Subsequently, disavowing this and following the comment of Wolters (1976), Clancey (1979a) erected the genus *Cryptolybia* for the Green Barbet complex, with the type-species *Barbatula olivacea* Shelley, 1880. In the "Anmerkungen, Berichtigungen und Nachträge" to his "Vogelarten", Wolters recognised *Cryptolybia* as a valid taxon, but recently Short & Horne (1985, 1988) have argued in favour of merging it with *Stactolaema*, in which genus Peters (1948) had earlier arranged *olivacea*.

The type-species of *Stactolaema* is *S. anchietae* (Bocage) described from Angola, which, with the closely allied *S. whytii* (Shelley), is one of a parapatric species pair of savanna woodland barbets, unlike *C. olivacea* which is a strict denizen of the canopy of evergreen forest. This ecological difference is manifest in the sharply patterned and variegated nature of the plumage of *Stactolaema* forms as determined on the characters of the type-species, and contrasts sharply with the duller and plainer facies of *Cryptolybia*, which is in accord with the reduction of crypsis and increase in greenness of plumage in a wide range of equatorial rain-forest woodpeckers, barbets and honeyguides. The highly vicariant distribution of the Green Barbets is traceable to the decline and fragmentation of evergreen forest in eastern and south-eastern Africa concordant with the westward retreat of the Lower Guinea Forest over the past 10 000 years. In East Africa the said forest reached its climactic stage some 18 000 years BP.

In his arrangement of 1976, Wolters treated *olivacea* as of the subgenus *Stactolaema* in a composite and disparate genus *Gymnobucco*, some members of which are largely bald. However, it is separable at generic level from all other taxa grouped in *Gymnobucco* by Wolters on the basis of the fully developed webs of the feathers of the hind head and the neck, and by having the arc of the culmen absolutely smooth and not moderately elevated proximally as in *Stactolaema* spp. and *Gymnobucco*, sens. strict. Apart from morphological characters, other parameters are not infrequently of considerable use in resolving otherwise intractable taxonomic issues. Territorial behaviour is such and may be used in conjunction with the evolutionary and environmental indicators enumerated in Table 1. Short & Horne (1980) (see also Dowsett-Lemaire & Dowsett, 1987), writing on East African birds, describe non-vocal audible response on the part of the present barbet to recordings of its distinctive "chowp chowp" vocalization in the form of the production of wing-rustling

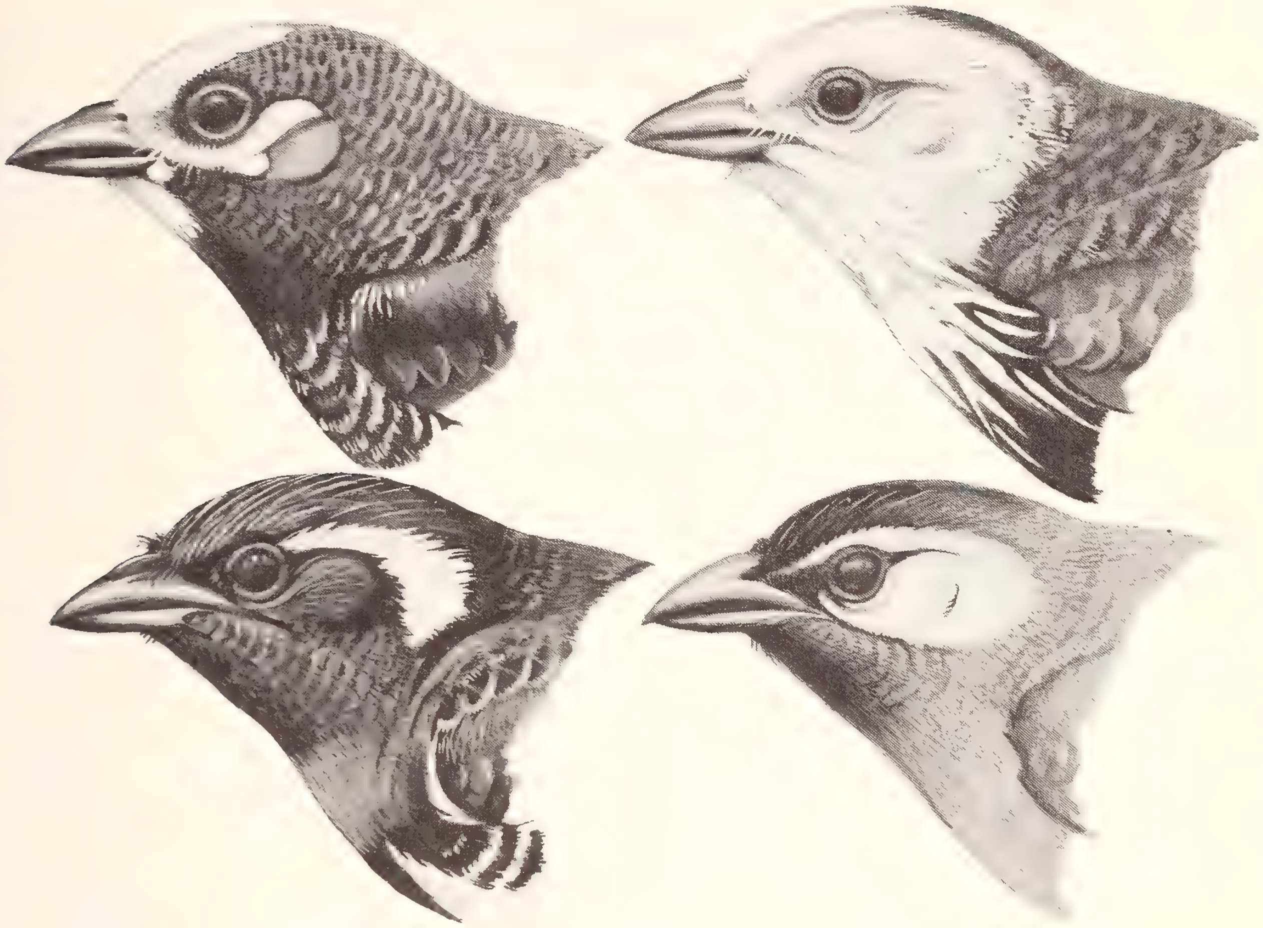


Fig. 1: Heads of four Afrotropical barbets discussed in the present contribution to show marked variation in head pattern.
Upper left: *Stactolaema whytii sowerbyi* Sharpe
Upper right: *Stactolaema anchietae anchietae* (Bocage)
Lower left: *Stactolaema leucotis leucotis* (Sundevall)
Lower right: *Cryptolybia woodwardi woodwardi* (Shelley)
Note lighter body colouration of *C. woodwardi* and smooth arc of the culmen, which is basally slightly elevated in *Stactolaema* spp.

sounds. During a visit to the Ngoye Forest, Zululand, on 3 May, 1986, I was able to confirm similar territorial response to taped recordings of the normal call from a pair of this remote austral isolate attracted to the canopy above my head. As far as determined, comparable behaviour has not been noted in other African barbets, which additional territorial behavioural response may be viewed as a supplementary indicator of valid generic status.

Examination of the remiges of *C. olivacea* and *C. woodwardi*, as well as of *Stactolaema anchietae*, *S. whytii* and *S. leucotis*, reveals no remigial peculiarity which could be construed as functional in the creation of a non-vocal territorial response to taped calls. *C. olivacea* and *C. woodwardi* have the short first primary much broader and usually longer than in *Stactolaema* spp. (25—27, versus 18—23 mm), but about the same or somewhat less than in the cases of *Gymnobucco bonapartei*, *G. calvus*, *G. peli* and *G. sladeni*. These latter barbets differ conspicuously in having the nasal bristles denser and longer, vertical in arrangement and rusty buff, tipped with blackish brown in colour. In the wing-formulae of *Cryptolybia* spp., p 5 is the longest remex.

Table 1: The morphological, behavioural and other parameters in support of the recognition of the genera *Stactolaema* and *Cryptolybia* as valid, natural assemblages of Afrotropical barbets. — The reduction in the webbing to the feathering over the hind and lateral head surfaces alluded to under *Stactolaema* (Morphology [b]) is viewed as a thermoregulatory adaptation, which sees its culmination via *Gymnobucco bonapartei* in the almost completely bald state of such equatorial species as *G. calvus*, *G. peli* and *G. sladeni*

		Stactolaema	*Cryptolybia*
Immediate evolutionary horizon:		Recent; southern savanna woodland radiation	Pleistocene at height of glaciation. In climax forest. Two radiations, both relict.
Habitat:		Savanna woodland facies	Evergreen forest canopy.
Behaviour:	(a)	Not strictly sedentary	Highly sedentary
	(b)	No non-vocal territorial behaviour	Wing-rustling aggressive territorial response.
	(c)	Vocally undistinguished	Distinctive vocalization.
Morphology:	(a)	Pattern complex and with much visible white. No green in plumage	Plumage pattern simple, either bronzy or dull greenish olivaceous. No visible white.
	(b)	Feathers of hind and sides of head downy with poorly developed metallic blue-black webs. (Derived).	Feathers of said surfaces comparable with rest of contour feathering. (Ancestral).
	(c)	Arc of culmen basally slightly elevated and tending to the horizontal.	Arc of culmen completely smooth.
Component species:		*S. anchietae*, subspp. *S. whytii*, subspp. *S. leucotis*, subspp.	*C. olivacea*, subspp. *C. (o.) belcheri* *C. woodwardi*, subspp.

Short & Horne have already advocated removal from *Gymnobucco* of those species grouped in the subgenus *Stactolaema* by Wolters, these being *anchietae*, *whytii* and *leucotis*, and, of course, *olivacea*. It is now submitted that this partitioning of *Gymnobucco*, with its current composition of disparate species, should be taken a stage further by recognising — notwithstanding the views of Short & Horne — *Cryptolybia* as a discrete monotypic genus, the differentiating criteria by which this may be sustained as laid out above in Table 1. Dr H. E. Wolters (15 December, 1988) intimates that he is now prepared to accept *Stactolaema* as a full genus in line with Short & Horne, with its subgenera *Phalacrobucco* Boetticher, 1951, and *Heliobucco* Shelley, 1889, and reaffirms his earlier acceptance, in 1980, of *Cryptolybia*.

As demonstrated earlier, the present barbet complex consists of highly disjunct populations, which form, on the basis of marked morphological characters, three groups with no established intergradation or contact between them. Only in the chain of montane isolates from the north-east to the south-west of Tanzania and northern Malawi is there a possibility of gene-interchange, yet there is no confirmation of this occurring between the three moderately differentiated subspecies involved in this sequence of populations. While the present distribution of these barbets indicates that they are capable of colonizing spread, they are singularly unadventurous

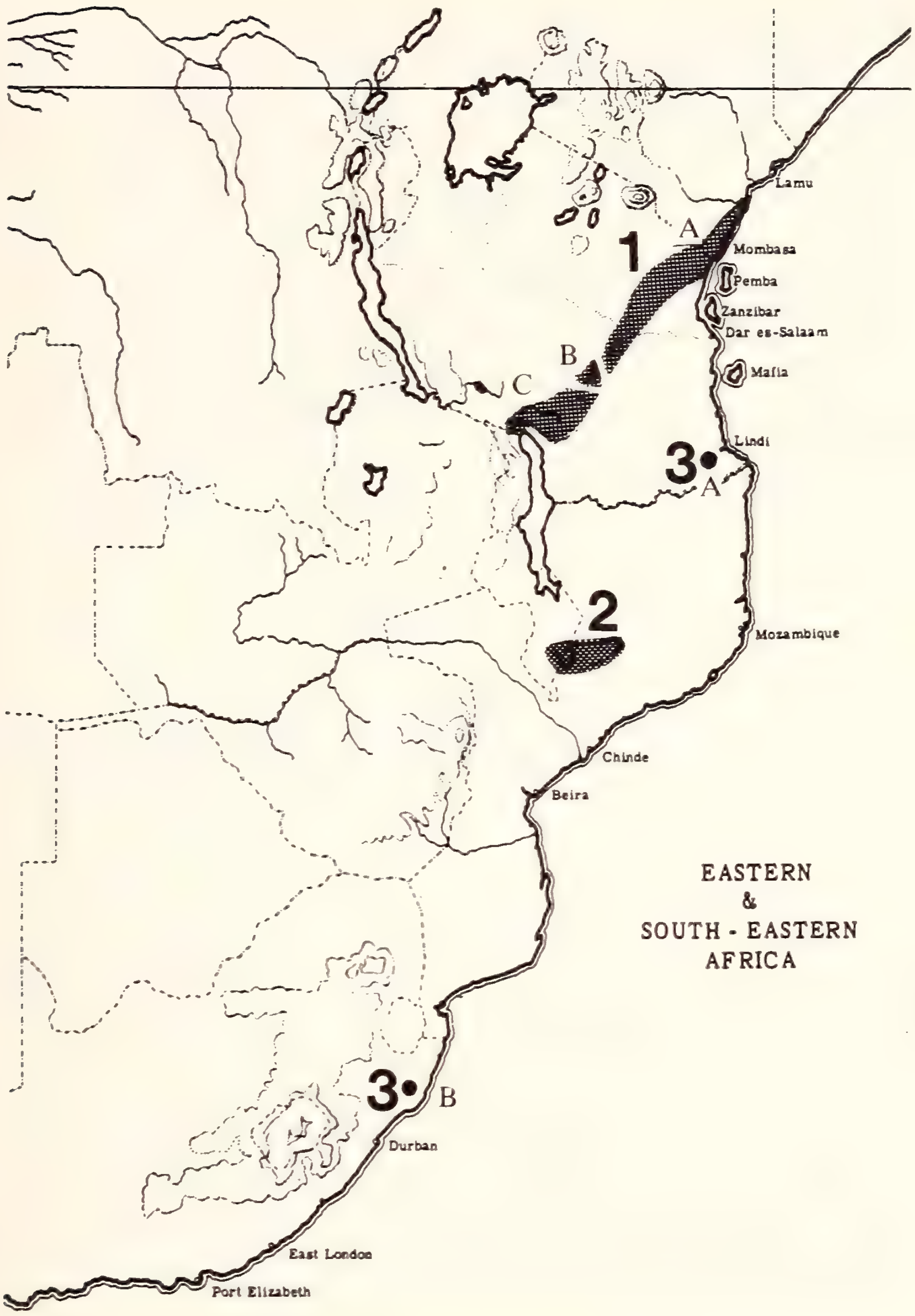

Lamu
A
1
Mombasa
Pemba
Zanzibar
Dar es-Salaam
B
C
Mafia
Lindi
3
A
2
Mozambique
Chinde
Beira
EASTERN
&
SOUTH - EASTERN
AFRICA
3
B
Durban
East London
Port Elizabeth

Fig. 2: Sketch-map showing the disposition of Green Barbet taxa in eastern and south-eastern Africa.

1. *Cryptolybia olivacea*
    - A. *C. o. olivacea*
    - B. *C. o. howelli*
    - C. *C. o. rungweensis*
2. *Cryptolybia* (*olivacea*) *belcheri*
3. *Cryptolybia woodwardi*
    - A. *C. w. hylophona*
    - B. *C. w. woodwardi*

and sedentary today. Study of the pattern presented by contemporary *Cryptolybia* forms supports the contention that they derive from two chronologically staggered evolutionary radiations, the remnants of the earlier of the two now reduced to tiny populations occupying single and widely separated forests. Why this should be so is unclear, as the Ngoye Forest differs little from similar low altitude forests present along the entire interior verge of the south-eastern African lowlands, and supports no other comparable avian isolates. Interestingly, no competition from a barbet species of like proportions and affecting evergreen forest canopy can be invoked as the underlying cause of the massive die-back of this particular group, which has resulted in it being now represented by northern and southern terminal isolated populations. Only a few hundred pairs of both isolates can now exist at the same time.

The three population groups of Green Barbets are identifiable on the basis of the criteria presented hereunder:

1. Superciliary stripes and temporal surfaces dull olivaceous. Fore-throat largely light blackish olivaceous

   Coastal Kenya and north-eastern to south-western Tanzania and northern Malawi highlands.

   Cryptolybia olivacea
   with subspecies *C. o. olivacea* (Shelley)
   C. o. howelli (Jensen & Stuart)
   C. o. rungweensis (Benson)

For comments on subspecies see Jensen & Stuart (1982), the authors treating *C. o. uluguruensis* of Ripley & Heinrich of the Uluguru Range as synonymous with *C. o. olivacea.*

2. As 1 above but with the lateral head, fore-throat and upper breast olivaceous black

   Confined to southern Malawi on Cholo Mtn and adjacent northern Mozambique on Mt Namuli.

   Cryptolybia (olivacea) belcheri (Sclater)

3. Differs from 1 above in having the superciliary streaks, ear-coverts and temporal surfaces of the head lemon yellow, which character may be viewed as plesiomorphic.

   South-eastern Tanzania in the Nchingidi Forest, Rondo Plateau, SW of Lindi, and in the Ngoye Forest, Zululand, some 2150 km to the south.

   Cryptolybia woodwardi
   with subspecies *C. w. hylophona* Clancey
   C. w. woodwardi (Shelley)

For arrangement of subspecies see Clancey (1985).

The geographical variation exhibited by the populations dealt with in 1 above is given in the Jensen & Stuart publication cited. In the case of 3, this can also be found in the reference given. Short & Horne (1985, 1988) treat the Rondo Plateau and Zululand isolates as of the same subspecific taxon, yet ambivalently recognise three minor contiguous differentiates clustered on ranges from the Ulugurus to mountains round the northern end of Lake Malawi as valid subspecies, thus creating an indefensible arrangement, even for those favouring broad groupings of populations. The differences exhibited by the two *woodwardi* populations meet the requirement for differentiation at subspecies level, these being as follows:

C. w. woodwardi	*C. w. hylophona*
Ngoye Forest Zululand	Rondo Plateau, SE Tanzania
Wings of ♂ ♀ >90	wings <88
Tails of ♂ ♀ >49	tails <48
Culmens of ♂ ♀ >20.5	culmens <20

C. w. hylophona also differs from nominate *C. woodwardi* in having less distally extended lemon yellow superciliary streaks and in having both the streaks and the ear-coverts and temporal regions of the head a greener yellow. Other, more subtle differences are that it has the pileum somewhat browner, less olivaceous, and is paler and yellower ventrally, the lower fore-throat and entire breast less overlaid or washed with dusky olive. The upper mandible is usually longer, the tip of the maxilla extending beyond that of the mandible. In effect, *hylophona* has eight distinguishing features.

Acknowledgements

For facilities at the Sub-Department of Ornithology, British Museum (Nat. Hist.), Tring, in 1985 I am grateful to Messrs G. S. Cowles and P. R. Colston. For research facilities at the Durban Natural History Museum I am indebted to the Director and the Ornithologist, Dr A. Berruti. Dr H. E. Wolters of the Zool. Forschungsinstitut u. Museum A. Koenig, Bonn, also commented constructively on the issues involved.

Zusammenfassung

Der Olivbartvogel, ein Bewohner der Waldgebiete Ost- und Südostafrikas, von Shelley 1880 als *Barbatula olivacea* beschrieben, ist in der Vergangenheit sehr verschiedenen Bartvogelgattungen zugeteilt worden. In neuester Zeit wird er meist entweder zum Genus *Stactolaema* gerechnet oder als Vertreter einer eigenen Gattung, *Cryptolybia* Clancey, 1979, angesehen. Für die letztere Auffassung sprechen ökologische, ethologische, Struktur- und Gefiederfärbungs-Merkmale. Die z. T. relikthaft verbreiteten geographischen Formen des Olivbartvogels werden gewöhnlich als Subspezies einer einzigen Art, *C. olivacea*, angesehen, sind aber wohl richtiger zu zwei Allospezies innerhalb einer Superspezies zusammenzufassen, nämlich zu *C. olivacea* (mit den Subspezies *olivacea*, *howelli*, *rungweensis* und der stärker verschiedenen, vielleicht eine dritte Allospezies darstellenden *belcheri*) und *C. woodwardi* (mit *woodwardi* und *hylophona*).

Literature

Clancey, P. A. (1979a): On the generic status of the Green Barbet. In: Miscellaneous taxonomic notes on African birds LIII. — Durban Mus. Novit. 12: 6—7.

— (1979b): A new isolate subspecies of Woodward's Barbet *Cryptolybia woodwardi* (Shelley) from south-eastern Tanzania. In: Miscellaneous taxonomic notes on African birds LV. — Durban Mus. Novit. 12: 50—55.

— (1985): The rare birds of Southern Africa [pp. 248—251]. — Winchester Press, Johannesburg.

Dowsett-Lemaire, F. & R. J. Dowsett (1987): Vocal responses of Green Barbet populations, and the taxonomic implications. — Ostrich 58: 160—163.

Goodwin, D. & P. A. Clancey (1978): Page 340, map 356 in Snow (Ed.), An atlas of speciation in African non-passerine birds. — British Museum (Nat. Hist.), London.

Jensen, F. P. & S. N. Stuart (1982): New subspecies of forest birds from Tanzania. — Bull. Brit. Orn. Club 102: 95—99.

Peters, J. L. (1948): Check-list of birds of the World, 6, p. 43. — Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

Short, L. L. & J. F. M. Horne (1980): Vocal and other behaviour of the Green Barbet in Kenya. — Ostrich 51: 219—229.
— & — (1985): Social behaviour and systematics of African barbets (Aves: Capitonidae). — Proc. Intern. Symp. Afr. Vert., Bonn: 255—278.
— & — (1988): The birds of Africa, 3: 427—428. — Academic Press, London.
Wolters, H. E. (1976): Die Vogelarten der Erde, Lief. 2: 151. — Parey, Hamburg & Berlin.
— (1980): Ibid., Anmerkungen — Nachträge: 447.

Dr. P. A. Clancey, Fernleigh Gardens, 8, Lambert Road, Morningside, Durban 4001, South Africa.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 1	S. 19—26	Bonn, April 1989

Ein neuer Cichlide aus dem oberen Orinoco-Einzug: *Uaru fernandezyepezi* n. sp. (Pisces: Perciformes: Cichlidae)

Rainer Stawikowski

Abstract. A new cichlid fish *Uaru fernandezyepezi* is described from the Rio Atabapo, an upper Orinoco tributary, Venezuela. The new species is compared to the second described species of the genus *Uaru* Heckel, 1840, *U. amphiacanthoides* Heckel, 1840, and to a yet undescribed third species known only from aquarium imports.

Key words. Pisces, Cichlidae, *Uaru fernandezyepezi*, taxonomy, new species.

Im Jahre 1840 stellte der österreichische Ichthyologe Jacob Heckel neun südamerikanische Cichlidengattungen auf, darunter die monotypische Gattung *Uaru* mit der Art *Uaru amphiacanthoides*. Heckel fertigte seine Beschreibung anhand eines gut 21 Zentimeter langen Exemplares an, das „im Rio negro oberhalb Airao durch einen Pfeilschuss erhalten" worden war. Nach der möglicherweise nicht ganz korrekt wiedergegebenen Einheimischenbezeichnung für diesen Fisch — „Uarù-urà", was soviel wie „Vogelkröte" bedeuten soll — nannte Heckel die neue Gattung *Uaru*. Der Artname bezieht sich auf die Gestalt des Buntbarsches, die den Beschreiber an die Meeresfische der Gattung *Amphiacanthus* — heute ein Synonym zu *Siganus* (Kaninchenfische, Familie Siganidae) — erinnerte: Der Körper von *Uaru amphiacanthoides* ist sehr hochrückig, oval und seitlich stark zusammengedrückt. Der Kopf ist auffällig kurz, und das Stirnprofil steigt nahezu senkrecht an. Weitere charakteristische Merkmale von *Uaru amphiacanthoides* sind die Form des Maules und der Lippen, die drei „in kleinen Zwischenräumen hinter einander stehenden Zahnreihen . . ., deren äussere aus flachen Schneidezähnen mit convexer Schneide besteht", und die kleinen Körperschuppen. Heckel gab die Zahl der Schuppen zwischen Kiemendeckel und Schwanzflosse mit 42 an. (1875 wies Steindachner darauf hin, daß Heckel hier ein Irrtum unterlaufen ist: Der Holotypus besitzt 48 Schuppen in der Längsreihe. Außerdem ermittelte Steindachner an 74 Exemplaren von *Uaru amphiacanthoides*, die er während seines Aufenthaltes in Cambridge untersuchte, 48 bis 51 Schuppen in der Längsreihe. Dermaßen hohe Schuppenzahlen sind bei südamerikanischen Buntbarschen aus der *Cichlasoma*-Verwandtschaft selten. Lediglich von *Symphysodon*, *Hoplarchus* und *„Cichlasoma" microlepis* sind annähernd hohe Werte bekannt. Sie sind für die Gattung *Uaru* aber wohl typisch.

Im Jahre 1843 beschrieb Sir William Jardine *Pomotis fasciatus* aus dem Rio Padauiri, einem nördlichen Rio-Negro-Zufluß, und dem Rio Negro. Sowohl anhand der in der nicht sehr ausführlichen Beschreibung genannten Maße und Zählwerte als auch anhand der geschilderten Färbung und Zeichnung ist zu erkennen, daß es sich bei *Pomotis fasciatus* um ein Synonym zu *Uaru amphiacanthoides* handelt. Auch die bei Jardine wiedergegebene farbige Abbildung zeigt eindeutig einen Keilfleckbuntbarsch, der allerdings ein bis zur Schwanzflossenbasis durchgehendes schwarzes Längsband von nahezu kontinuierlicher Breite aufweist. Das abgebildete Exemplar besitzt über die Dorsalstacheln hinausreichende Membranen.

Im Jahre 1862 beschrieb Albert C. Günther *Uaru obscurum* anhand eines rund 15 Zentimeter großen Exemplares aus dem „River Cupai" — offensichtlich eine falsche Schreibweise des Rio Cupari, eines rechten Seitenflusses des Rio Tapajós, der bei Santarém in den Amazonas mündet. Auch dieses Taxon wurde bald als ein Synonym zu *Uaru amphiacanthoides* erkannt. Die an dem heute beinahe einheitlich mittelbraunen Holotypus nur noch schwach zu erkennenden dunklen Flecke auf der oberen Hälfte der Schwanzwurzel und hinter dem Auge sowie der „Schatten" des unter dem vorderen Ast der Seitenlinie befindlichen Keilflecks sind die charakteristischen Zeichnungsmerkmale von *Uaru amphiacanthoides.*

Im Jahre 1879 beschrieb der österreichische Ichthyologe Franz Steindachner *Acara* (*Heros*) *imperialis* (die Gattung *Uaru* hatte er 1875 eingezogen) und nannte als Fundort: „Ausstände des Amazonasstromes zunächst der Mündung des Rio negro". Das größte Exemplar, das ihm für seine Beschreibung zur Verfügung stand, war nur vier Zentimeter lang und zeigte das von *Uaru amphiacanthoides* bekannte Jugendkleid: „Rumpf goldbraun, gegen den Bauchrand zu ein wenig heller, und mit kleinen runden himmelblauen Flecken in fünf Reihen geziert; die Flecken der einzelnen Reihen, circa 5—6 in jeder derselben, alterniren mit einander." Maße und Zählwerte stimmen im wesentlichen mit denen von *Uaru amphiacanthoides* überein, was allerdings nicht die Zahl der Körperschuppen in der Längsreihe betraf: Steindachner nannte 44 bis 45. Obwohl an Steindachners Jungfischen mit Sicherheit eigentlich nur festgestellt werden kann, daß es sich um Vertreter der Gattung *Uaru* handelt, hat kein späterer Bearbeiter daran gezweifelt, daß *Acara* (*Heros*) *imperialis* ein weiteres Synonym zu *Uaru amphiacanthoides* ist. Theoretisch besteht aber immerhin die Möglichkeit, daß es sich um eine weitere *Uaru*-Art handelt, deren Verbreitungsgebiet — zumindest zum Teil — mit dem von *Uaru amphiacanthoides* zusammenzufallen scheint. Es ist sicher nicht auszuschließen, daß auch diese Art eine solche Jugendfärbung aufweist.

Diese zweite Art stellte Schmettkamp im Jahre 1980 unter der Bezeichnung *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" vor. Erwachsene Tiere unterscheiden sich in mehreren Merkmalen deutlich von *Uaru amphiacanthoides.* Maul und Lippen sind ebenso geformt wie bei *Uaru amphiacanthoides.* Die Kieferzähne der vorderen Reihe besitzen auffällig rote Kuppen. Die Dorsalmembranen sind über die Stacheln hinaus verlängert. Seit Ende der 70er Jahre tauchen in Importsendungen gelegentlich kleinere Stückzahlen von *Uaru* sp. auf. Offensichtlich hat bislang niemand mit Erfolg versucht herauszufinden, wo diese Tiere gefangen werden.

Im April 1988 sammelte Hans-J. Köpke, Valencia, Venezuela, am Rio Atabapo, einem Orinocozufluß im Territorio Federal Amazonas, Venezuela, einen sehr auffälligen Großcichliden. Eine genaue Untersuchung der beiden unmittelbar nach dem Fang konservierten Exemplare ergab, daß es sich um eine bisher unbekannte *Uaru*-Art handelte. Ich danke Herrn Köpke für die Überlassung der konservierten Tiere. An dieser Stelle möchte ich auch den Herren Busse, Koslowski, Lamboj, Ludwig, Riehl, Seegers und Warzel für ihre freundliche Hilfe und Unterstützung danken.

Das Typusmaterial befindet sich im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK).

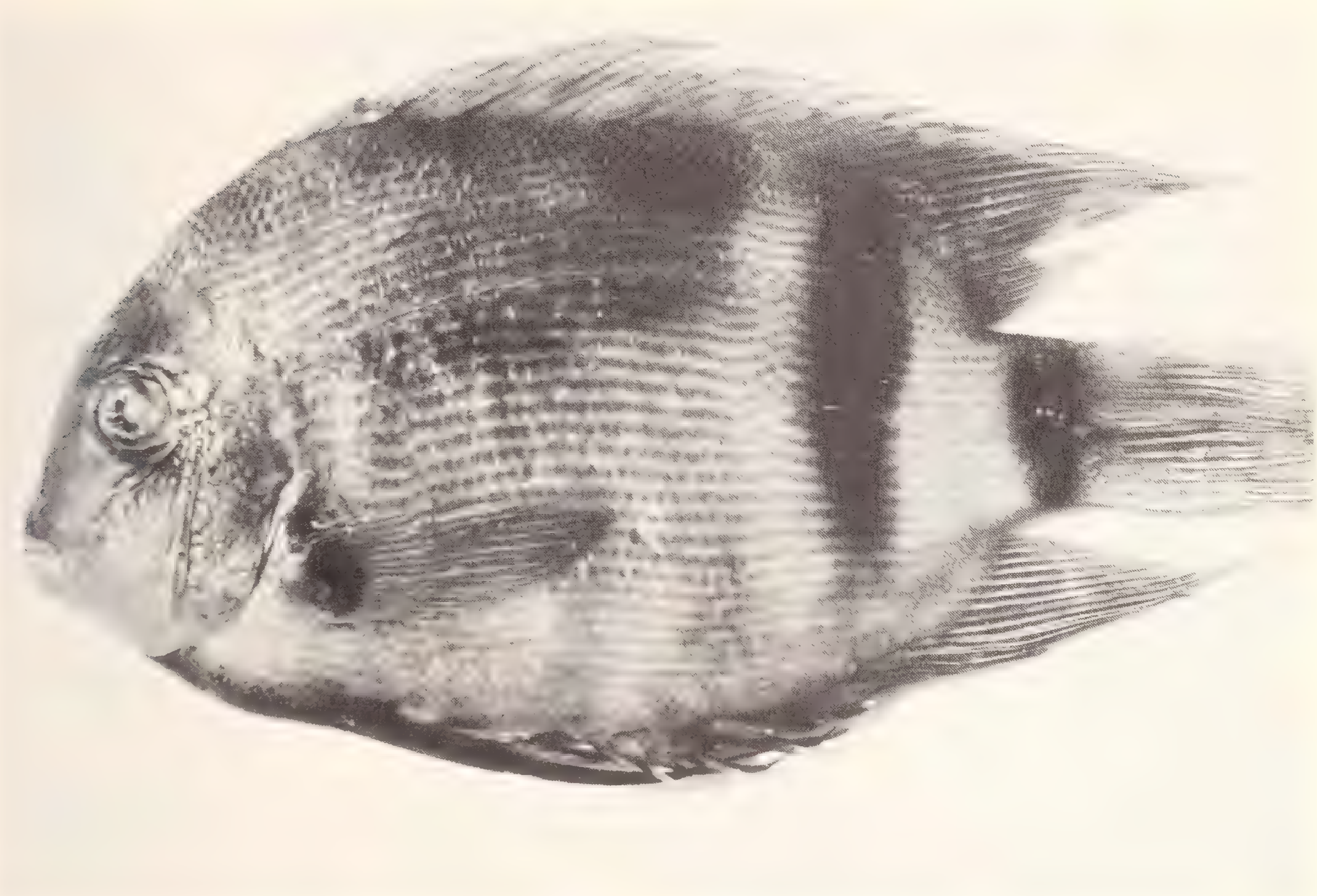


Abb. 1: *Uaru fernandezyepezi* n. sp., Holotypus (ZFMK 15757). Foto R. Stawikowski.

Uaru fernandezyepezi n. sp.

Holotypus: ZFMK 15757, Seitenarm des Rio Atabapo, fünf Kilometer oberhalb dessen Mündung in den Rio Orinoco. Leg. Hans-J. Köpke 29. IV. 1988. Ttl. 238 mm, Stdl. 180 mm.

Paratypus: ZFMK 15758, gesammelt mit dem Holotypus. Ttl. 225 mm, Stdl. 169 mm.

Maße und meristische Daten: Siehe Tabellen 1 und 2.

Diagnose: Es handelt sich um einen typischen Vertreter der Gattung *Uaru* Heckel, 1840. Wesentliche Unterschiede zu *Uaru amphiacanthoides* Heckel, 1840 und *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" bestehen in dem charakteristischen Zeichnungs- und Färbungsmuster. Statt des „Keilflecks" besitzt *Uaru fernandezyepezi* n. sp. eine dunkle Augenbinde, eine breite schwarze Vertikalbinde auf dem hinteren Drittel der Körperseite und schmale dunkelbraune Längslinien auf den vorderen zwei Dritteln der Flanken.

Beschreibung: Die Fische besitzen einen ovalen, hochrückigen und seitlich kräftig zusammengedrückten Körper. Der Kopf wirkt ausgesprochen kurz. Das Stirnprofil steigt von der Oberlippe bis zum Auge nahezu senkrecht an. Unmittelbar vor dem Auge ist es etwas vorgewölbt und verläuft dann in einem leichten konvexen Bogen bis zum Ansatz der Dorsale, wo die Körperhöhe ihren höchsten Punkt erreicht. Vom Dorsalflossenbeginn verläuft das Rückenprofil in einer fast geraden Linie leicht abwärts zum Schwanzstiel; kurz davor knickt es deutlich nach unten ab. Die Kehllinie

Tabelle 1: *Uaru fernandezyepezi* n. sp., Körpermaße in Prozent der Standardlänge; Holotypus, Paratypus, Mittelwert

Gesamtlänge	132,22	133,14	132,68
Körperhöhe	56,11	56,21	56,16
Kopflänge	29,44	28,70	29,07
Kopfhöhe	43,61	43,79	43,70
Augendurchmesser	7,22	7,40	7,31
Zwischenaugenabstand	11,11	10,65	10,88
Schnauzenlänge	12,50	11,24	11,87
Praeorbitallänge	11,39	11,24	11,32
Schwanzstiellänge	10,00	8,28	9,14
Schwanzstielhöhe	17,50	17,75	17,63
Länge der Dorsalbasis	69,44	70,41	69,93
Länge des letzten Dorsalstachels	16,11	14,20	15,16
Länge der Analbasis	43,06	43,20	43,13
Länge des letzten Analstachels	12,22	12,72	12,47
Pectorallänge	30,56	28,99	29,78
Ventrallänge	49,40	47,34	48,37

Tabelle 2: Zählwerte von *Uaru fernandezyepezi* n. sp. (Mittelwerte), *Uaru amphiacanthoides* (nach Heckel), *Uaru obscurum* (Holotypus) und *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" (ZFMK 15759)

Schuppenlängsreihe	55	42	50	51
Linea lateralis	16—17/12—15	—	20/12	16/10 (11)
Linea transversalis	12—14/26	11/?	13/26	14/26
Wangenschuppenreihen	9	10—11	9	9
Dorsale	XV/17	XVI/14	XVI/15	XV/15
Anale	VII/14—16	VIII/14	VIII/14	IX/13
Pectorale	16—17	—	15	15

verläuft von der Unterlippe fast geradlinig zum hinteren Kiemendeckel. Das Brustprofil beschreibt einen leichten konvexen Bogen bis zum Ansatz der Ventralen. Von dort verläuft die Bauchlinie in einem geschwungenen Bogen bis zum hinteren Ansatz der Anale, wo sie in die in einer geraden Linie schräg nach hinten oben verlaufende Unterkante des Schwanzstiels übergeht.

Das Maul ist endständig; der Unterkiefer steht ein wenig vor. Die Lippen wirken fleischig und sind in der Mitte genauso verdickt wie bei den beiden anderen *Uaru*-Arten.

Die Zähne der vorderen Reihe des Ober- und Unterkiefers sind beim Holotypus gut sichtbar, beim Paratypus von den Lippen verdeckt. Die mittleren Zähne der vorderen Ober- und Unterkieferzahnreihe sind vergrößert und haben eine dunkelrote spatelförmige Kuppe. Einige dieser Zähne sind offenbar beschädigt, wodurch ihre Kuppe zweispitzig erscheint. Die äußeren Zähne der vorderen Reihe des Ober- und Unterkiefers sind kleiner. Beim Holotypus lassen sich sehr gut die beiden hinteren Zahnreihen, besonders des Unterkiefers, erkennen. Sie liegen in einigem Abstand hinter der jeweiligen vorderen Reihe und bestehen aus kleinen einspitzigen Zähnen, die mit mehr als Zahnbreite Zwischenraum nebeneinander stehen. Die Zähne der dritten Reihe erscheinen unregelmäßiger angeordnet als die der beiden vorderen Reihen.

Das Auge befindet sich hoch im Kopf und viel näher an der Stirn als am Kiemendeckel. Die Iris ist orange.

Die Rückenflosse beginnt an der höchsten Stelle des Körpers oberhalb des hinteren Kiemendeckelrandes. Die Länge der Stacheln nimmt nach hinten allmählich zu. Der fünfte und der sechste Stachel sind am längsten. Auffällig sind die außerordentlich stark verlängerten Zwischenhäute des hartstrahligen Teils der Dorsale: Die längsten Membranen reichen um fast zwei Zentimeter über die Stachelspitzen hinaus. Die Dorsale und die Anale sind in den weichstrahligen Teilen stark zugespitzt; die verlängerten Weichstrahlen reichen jedoch nicht bis zum hinteren Rand der Caudale. Die Caudale ist fächerförmig und gerundet. Der erste weiche Strahl der Ventralen ist fadenförmig verlängert und reicht angelegt bis in den weichstrahligen Teil der Anale. Alle Flossen sind in den hartstrahligen Teilen hell-, in den weichstrahligen Bereichen dunkelgrau gefärbt. Lediglich die Pectoralen erscheinen grau-transparent.

Färbung in Alkohol (etwa fünf Monate nach Beginn der Konservierung): Grundfarbe ist ein helles Braun. Auf der Stirn oberhalb des Auges befindet sich eine schwarze Zone; von dort erstreckt sich eine dunkle Binde bis unter das Auge senkrecht nach unten. Hinter dem Auge liegt ein schwarzer Fleck, der mit der Augenbinde verbunden ist. Auf der Basis der Pectorale befindet sich ein weiterer schwarzer Fleck. Brust und Bauch und die Ventralen sind ebenfalls schwarz.

Unter dem Bereich zwischen dem ersten und dem fünften weichen Dorsalstrahl verläuft eine vertikale schwarze, sich allmählich verjüngende Binde senkrecht nach unten bis kurz oberhalb der Analbasis. Auf dem hinteren Teil des Schwanzstiels liegt eine breite, nach unten etwas schmaler werdende schwarze Vertikalbinde. Zwischen der Körperbinde unter dem weichstrahligen Teil der Dorsale und dem Pectoralansatz befinden sich schwache Spuren dreier weiterer dunkler Vertikalbinden. Besonders auf dem Rücken, unter dem hartstrahligen Teil der Dorsale, sind diese Bindenrudimente noch gut sichtbar. Über dem vorderen Ast der Seitenlinie verschmelzen sie miteinander, so daß ein länglicher, beinahe rechteckiger, rund zwölf Schuppen breiter dunkler Fleck entsteht, in dessen Mitte sich der vordere Ast der Seitenlinie hell absetzt.

Die Schuppen auf den Körperseiten besitzen — besonders in den vorderen zwei Dritteln der Flanken — dunkle Zentren, so daß viele schmale dunkelbraune Längslinien entstehen.

Beziehungen und Diskussion: Obwohl *Uaru fernandezyepezi* n. sp. in einigen Merkmalen mit *Uaru amphiacanthoides* einerseits und *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" andererseits übereinstimmt, läßt sich die Art leicht von den beiden anderen Vertretern der Gattung unterscheiden (Tabelle 2). Ganz wesentliche Unterscheidungsmerkmale ergeben sich aus den Lebendfärbungen.

Die Grundfarbe von *Uaru amphiacanthoides* ist ein helles Gründgrau; Kehle und Brust sind weißlich-gelb. Hinter der Pectorale beginnt ein breiter schwarzer Fleck, der sich über die untere Hälfte der Flanke keilförmig nach hinten bis vor die Schwanzwurzel erstreckt. Aufgrund dieser Färbung erhielt *Uaru amphiacanthoides* den deutschen Namen „Keilfleckbuntbarsch". Ein zweiter schwarzer Fleck befindet sich hinter und unter dem Auge, ein dritter auf der oberen Hälfte der Schwanzwurzel. Es gibt auch Tiere, bei denen Keilfleck und Schwanzwurzelfleck ineinander übergehen. Auf dem Pectoralansatz liegt ein vierter, allerdings sehr kleiner schwarzer Fleck. Bei manchen Exemplaren tritt schließlich noch ein fünfter Fleck oberhalb des Pectoralansatzes hinter dem Kiemendeckel auf. Der vordere Ast der schwarz abgesetzten Seitenlinie verläuft in einem Bogen oberhalb des Keilflecks. Die Iris ist leuchtend orange. Die Iris von *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" ist ebenfalls orange, mit einem dunkelroten Streifen im oberen Drittel. Körpergrundfarbe ist ein schmutziges Gelbbraun. Auf der Stirn treten wurmförmige rotbraune Linien auf. Der „Keilfleck" beginnt weiter hinten als bei *Uaru amphiacanthoides* und hat beinahe die Form eines Rechtecks. Er endet in einem größeren Abstand vor dem Schwanzwurzelfleck als bei *Uaru amphiacanthoides.* Außerdem ist der Fleck nach oben breiter, so daß sich der vordere Ast der Seitenlinie, der ein wenig tiefer und gerader verläuft als bei *Uaru amphiacanthoides*, durch den Fleck erstreckt. Der Schwanzwurzelfleck tritt in Form eines scharf begrenzten Bandes auf und reicht von der Ober- bis kurz über die Unterkante des Schwanzstiels. Hinter dem Auge und hinter der Brustflosse können großflächige, gräuliche Schatten auftreten.

Als Köpke die beiden von Venezolanern als Speisefische gefangenen *Uaru fernandezyepezi* n. sp. erhielt, waren sie bereits fast verendet. Köpke schildert ihre Körperfarbe als ein helles, nahezu leuchtendes Weißgrau, von dem sich die Längsreihen der dunklen Tüpfel kontrastreich — tiefschwarz — abhoben. Die dunkle Körper- und die dunkle Schwanzwurzelbinde waren bei den noch lebenden Tieren wesentlich schwächer ausgeprägt als nach dem Konservieren. Die Flossen waren grau-transparent, die Iris war orange. Nachdem die Tiere tot waren, nahmen die Tüpfelreihen allmählich eine braune Färbung an.

Biotop und Begleitfauna: Der Seitenarm des Rio Atabapo, aus dem die Typusexemplare stammen, führte Ende April 1988 fast stehendes Wasser und enthielt ausnahmslos sandigen Untergrund. Die beiden *Uaru*, bei denen es sich möglicherweise um miteinander verpaarte Tiere handelte, wurden im freien Wasser dieses Schwarzwasserflusses gefangen. Nach Auskunft der einheimischen Fischer ist *Uaru fernandezyepezi* n. sp. im Rio Atabapo zwar nie in größeren Mengen, aber durchaus regelmäßig zu fangen. Als Begleitfische fand Köpke verschiedene *Crenicichla*-Arten, *Cichla* sp., *Heros* sp., *Mesonauta* sp., verschiedene Salmler, darunter *Leporinus*-Arten, Panzerwelse (*Corydoras*) und andere. *Uaru fernandezyepezi* n. sp. ist bislang nur aus dem Rio Atabapo bekannt. Von dort liegen keine Fundmeldungen über andere *Uaru*-Arten vor, so daß *Uaru fernandezyepezi* n. sp. hier wahrscheinlich der einzige Vertreter der Gattung ist. *Uaru amphiacanthoides* ist aus dem Rio Negro, dem Rio Padauiri und dem Rio Cupari beschrieben worden. Die Art scheint im brasilianischen Amazonien recht weit verbreitet zu sein. Steindachner nannte 1875 die derzeit bekannten Fundorte der Art: „Amazonenstrom bei Tonantins, Teffé, Obidos, Coary, Serpa, Cudajas, Fonteboa, Jatuarana, Ueranduba; Rio negro, R. Madeira und Xingu; See Hyanuary, Alexo, Saraca und Lago Maximo; Fluss Cupai. Von *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" liegen keine Fundortangaben vor, doch durden die Tiere häufig zusammen mit *Uaru amphiacanthoides* — allem Anschein nach aus Manaus — importiert.

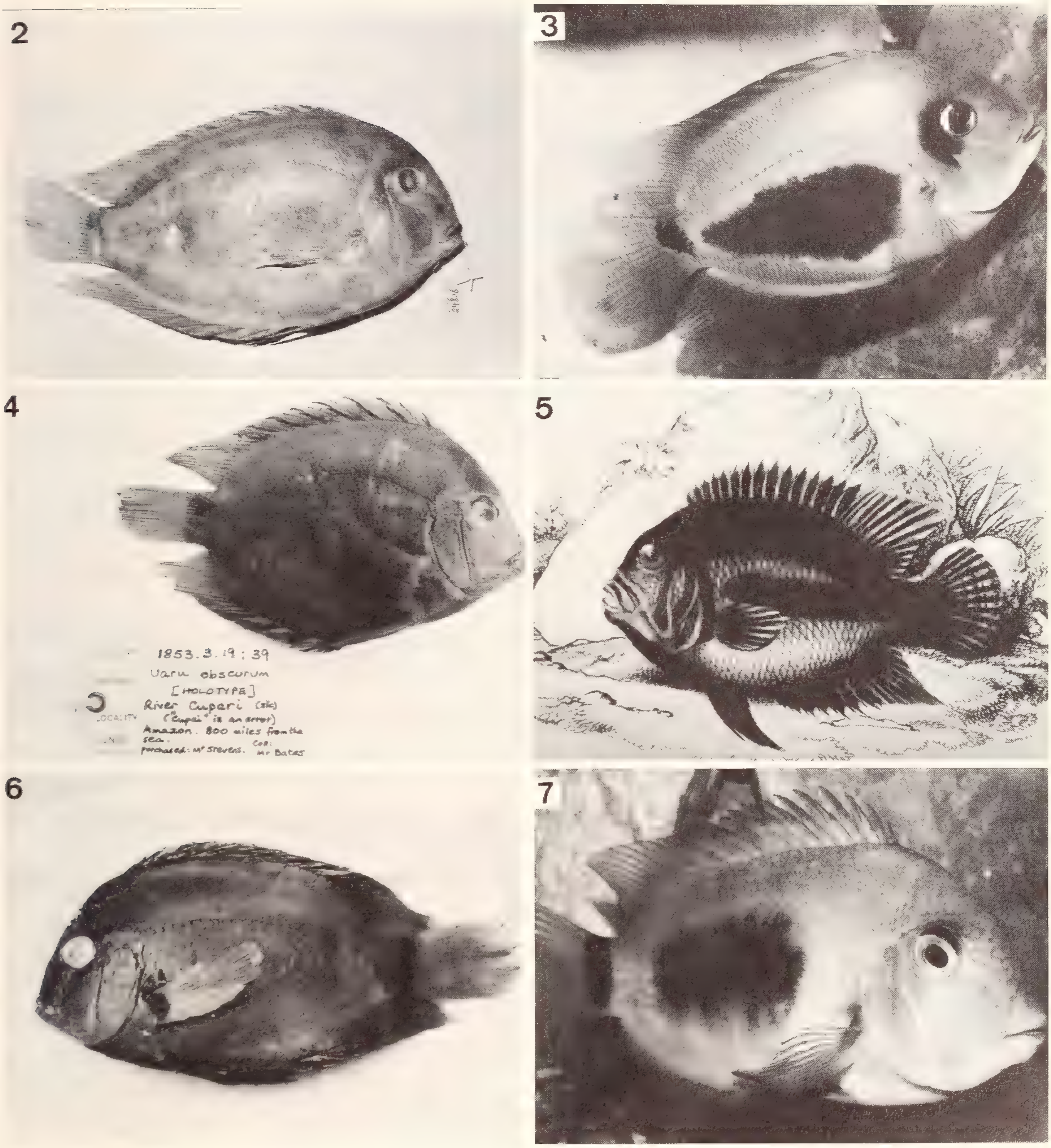

2
24808
3
4
1853.3.19 : 39
Uaru obscurum
[HOLOTYPE]
River Cuperi (sic)
("Cupai" is an error)
Amazon. 800 miles from the sea.
purchased: Mr Stevens.
Coll: Mr Bates
LOCALITY
5
6
7

Abb. 2—7: (2) *Uaru amphiacanthoides* Heckel, 1840, Holotypus (NMW 24808). Foto A. Lamboj. (3) *Uaru amphiacanthoides* Heckel, 1840 im Leben. Foto R. Stawikowski. (4) *Uaru obscurum* Günther, 1862, Holotypus (BMNH 1853. 3. 19: 39). Foto R. Stawikowski. (5) *Pomotis fasciatus* Jardine, 1843. Foto (nach Jardine, 1843) F. Warzel. (6) *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" (ZFMK 15759). Foto R. Stawikowski. (7) *Uaru* sp. „Orangener Keilfleckbuntbarsch" im Leben. Foto R. Stawikowski.

Etymologie: Auf Wunsch von Hans-J. Köpke wird der neue Keilfleckbuntbarsch nach dem 1977 verstorbenen venezolanischen Ichthyologen Agustin Fernandez Yepez benannt, der Köpke als väterlicher Freund und hervorragender Kenner der Fischfauna Venezuelas bei vielen Gelegenheiten hilfreich zur Seite stand. Obwohl *Uaru fernandezyepezi* n. sp. bisher noch nicht lebend eingeführt wurde, schlage ich vor, den deutschen Gebrauchsnamen „Venezolanischer Keilfleckbuntbarsch” zu verwenden.

Zusammenfassung

Von der südamerikanischen Buntbarschgattung *Uaru* war bisher nur eine Art bekannt: *Uaru amphiacanthoides* Heckel, 1840 mit den Synonymen *Pomotis fasciatus* Jardine, 1843, *Uaru obscurum* Günther, 1862 und *Acara* (*Heros*) *imperialis* Steindachner, 1879. Aus einem Zufluß des oberen Orinoco, Venezuela, wird hier eine zweite Art beschrieben, *Uaru fernandezyepezi* n. sp. Offenbar existiert noch eine dritte Art, von der aber bisher nur Importtiere unter dem Namen „Orangener Keilfleckbuntbarsch” bekannt sind. Die drei Arten und ihre Synonyme werden beschrieben und verglichen.

Literatur

Günther, A. C. (1862): Catalogue of the Fishes in the British Museum, Volume IV. — London: 302—303.

Heckel, J. (1840): Johann Natterer's neue Flussfische Brasilien's, nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben. (erste Abtheilung, die Labroiden). — Annln. Wien. Mus. Natgesch. 2: 330—332.

Jardine, W. (ed.) (1843): The Naturalist's Library, Vol. 38. Ichthyology Vol. V. Fishes of Guiana. Part II. — Edinburgh: 169—170.

Kullander, S. O. (1980): A Taxonomical Study of the Genus *Apistogramma* Regan, with a Revision of Brazilian and Peruvian Species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). — Bonn. Zool. Monogr. 14: 50—59.

— (1983): A Revision of the South American Cichlid Genus *Cichlasoma*. — Swed. Mus. nat. Hist., Stockholm: 271.

Schmettkamp, W. (1980): Die Gattung *Uaru* Heckel, 1840. — DCG-Informn. 11 (6): 105—114.

Steindachner, F. (1875): Beiträge zur Kenntniss der Chromiden des Amazonenstromes. — Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 71, I. Abt.: 94—96.

— (1879): Ichthyologische Beiträge (VIII).— Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 80, I. Abt.: 161—163.

Rainer Stawikowski, Siegfriedstraße 14, 4650 Gelsenkirchen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 1	S. 27—56	Bonn, April 1989

Die Lungenmorphologie der Warane (Reptilia: Varanidae) und ihre systematisch-stammesgeschichtliche Bedeutung

Hans-Otto Becker, Wolfgang Böhme & Steven F. Perry

Abstract. The lung morphology of 17 species of the Varanidae (genus *Varanus*) is described. Despite a basic similarity in general structure, the lungs of each species studied demonstrated specific characters, not only reductions of the lung septa and the cartilaginous rings of the intrapulmonary bronchi, but also topographical differences concerning the position of hili and the entry points of blood vessels. The characters are weighted including out-group comparisons and a cladogram of the Varanidae as hypothesized by their lung characters is constructed.

Key words. Reptilia, Varanidae, lung morphology, evolution.

Einleitung

1970 erwähnte Kirschfeld in ihrer Bauplananalyse der Waranlunge, daß die im Rahmen ihrer Arbeit untersuchten sechs Waranarten Lungen mit artspezifischen Unterschieden besitzen, „die der Mertensschen Systematik von 1942 im Großen und Ganzen entsprechen", leider ohne dies im einzelnen näher zu begründen. Schon Milani (1894) hatte artunterschiedliche Merkmale an Waranlungen festgestellt. Beim Studium seiner und Kirschfelds Arbeiten fiel auf, daß beide, die wohl als die wesentlichsten Bearbeiter der Waranlunge zu gelten haben, nur äußerliche, die Ansichtsflächen der Lungen betreffende Merkmale behandelten, jedoch andere durchaus unterschiedliche Verhältnisse wie den Typus der Knorpelanordnung als überall einander entsprechend annahmen. Tatsächlich waren es diese wenigen Hinweise auf Artunterschiede, die uns eine eingehendere Bearbeitung der vergleichenden Anatomie der Waranlunge als notwendig erscheinen ließen, in der Hoffnung, auf Differenzierungen speziell im kranialen Lungenteil zu stoßen, die auch phylogenetische Aussagen ermöglichen.

Material und Methode

Aus acht Untergattungen (sensu Mertens 1942) der Gattung *Varanus* wurden Lungen von 17 Arten untersucht. Alle Organe stammen aus konservierten Exemplaren der Herpetologischen Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. Angesichts der durch Biotopvernichtung und Lederindustrie weltweiten Bedrohung dieser Gattung und der daraus folgenden Gesetzeslage sowie der Tatsache, daß wegen der strengen Artenschutzbestimmungen lebende Warane in der erforderlichen Zahl nicht mehr zu erhalten sind, erschien es uns geboten, ausschließlich auf konserviertes Material zurückzugreifen, obgleich von Tieren, die längere Zeit in Alkohol gelegen haben, zumeist nur weniger vollkommene Lungenpräparate zu erzielen sind, als dies bei frischem Material möglich wäre.

Des weiteren wurden in einem Außengruppenvergleich Lungen aus den Schwesterngruppen Anguidae (Diploglossa) und Helodermatidae (Platynota) untersucht, um der Frage nachzugehen, ob das valide Verwandtschaftskonzept der Anguinomorpha durch lungenmorphologische Befunde gestützt werden kann. Aus der dritten Gruppe Lanthanotidae (Platynota) lag nur eine Skizze vor.

Die Entnahme der Lunge ist von Kirschfeld eingehend beschrieben worden. Wenn auch die Fixierung der Alkoholpräparate unvollständig war, wurde auf die Verwendung von anderen Fixiermitteln verzichtet, um Flächenänderungen durch zusätzliche Schrumpfungen zu vermeiden. Die Lungen wurden während des Herauspräparierens mit Hilfe einer einstellbaren Luftzuführung in einem mittleren Blähzustand gehalten, ohne den insbes. der kraniale Lungenteil nicht herauszulösen wäre.

Jeweils die linken Lungenflügel wurden im Luftstrom gebläht getrocknet und danach durch einen sagittal geführten Schnitt in zwei Längshälften eröffnet. Der rechte Lungenflügel blieb in Alkohol konserviert und stand für Schnitte u. ä. zur Verfügung. Die Darstellung der intrapulmonalen Verhältnisse bezieht sich stets auf die linke Lunge, die Positionen der Hili wurden wegen der Topographie des Pericards an der rechten Lunge bestimmt und mit den Verhältnissen auf der linken Lunge verglichen. Alle Längenmaße entstammen frisch entnommenen, ungetrockneten Lungen.

Strukturmerkmale des Lungenparenchyms wie dessen Dichte, Verteilung und Abfall ließen sich quantitativ durch histologische und morphometrische Methoden nicht erfassen. Das lag daran, daß sich von den stark entwässerten Organen keine Dünnschnitte herstellen ließen, die es erlaubten, durch serienweises Aufmessen die Verhältnismäßigkeiten richtig zu bestimmen. Weder ließen sich ein natives Referenzvolumen herstellen noch die geschrumpften und verklebtem Atmungsgewebe zufriedenstellend entfalten noch die Lagebeziehungen der unterschiedlichen Gewebetypen, die durch Aneinander-Vorbeischrumpfen Zerreißungen zeigen, stets vollständig erhalten. Die erzielten Ergebnisse ließen sich quantitativ morphometrisch nicht bearbeiten.

Je Art wurde nur ein Exemplar untersucht, nur bei drei Arten standen zwei oder mehrere Exemplare zur Verfügung. Das bearbeitete Material reicht daher noch nicht aus, die Frage der innerartlichen Variation abschließend zu beantworten. Alle bis jetzt vorliegenden Erkenntnisse, die sich z. T. auch aus den Beschreibungen der vorgenannten Autoren herleiten, lassen jedoch erkennen, daß die artscheidenden Merkmale, soweit sie von uns benutzt werden, in allen Angehörigen einer Art vorhanden sind.

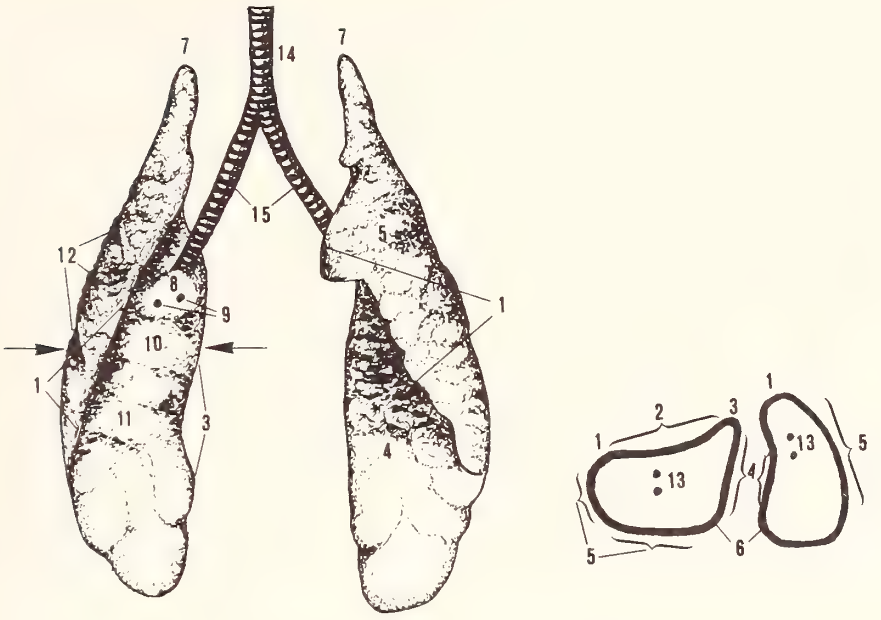
Ergebnisse

Beschreibung der Waranlunge

Die mehrkammrige Lunge ist vollständig mit der Körperwand und mit dem postpulmonalen Septum, das sie gegen die Peritonealhöhle abgrenzt, verwachsen. Besonders durch die dorsale und dorso-laterale Anheftung sind die respiratorisch wirksamen kleinkammrigen Bereiche um den intrapulmonalen Bronchus herum stets in einem gewissen Umfange ausgespannt (Duncker 1978, Perry 1983), so daß diese Teile mühelos durch normale Atembewegungen zu ventilieren sind, wogegen die distalen, parenchymarmen großen Kammern bei normaler Atemtätigkeit offenbar vollständig kollabieren können (Perry 1983).

Nach Auffassung von Duncker (1978) verdrängen die Lungen das postpulmonale Septum nach kaudal, was zur Folge hat, daß im Laufe der Entwicklungsgeschichte auch Leber und Herz zur Leibesmitte hin verschoben worden sind. Beide Organe sind mit der Facies ventralis der rechten Lunge eng verwachsen. Da die Anschlußstelle der Lungengefäße an das Pericard stets unmittelbar im Hilusbereich liegt, hat mit dem Descensus cordis auch eine Verlagerung des Lungenhilus unter Ausziehung der extrapulmonalen Bronchienäste stattgefunden (Duncker 1978). Dadurch weicht der innere Bau der Waranlunge von dem der ein- oder wenigkammrigen Reptilienlungen ab, bei denen der Bronchialhilus in aller Regel weit vorne in der Nähe des kranialen Lungenzipfels liegt.

Die ventralen und ventro-lateralen Außenflächen geben der Waranlunge ein artty-



1 Margo ventro-lateralis
2 Facies ventralis
3 Margo ventro-medialis
4 Facies medialis
5 Facies dorso-lateralis
6 Margo dorsalis
7 Apex (Polus cranialis)
8 Bronchialhilus
9 Gefäßhili
10 Impressio cordis
11 Impressio hepatis
12 Impressio costarum
13 Arteria und Vena pulmonalis
14 Trachea
15 extrapulm. Bronchien

Abb. 1: Ventralansicht einer Waranlunge und schematischer Querschnitt (Schnitte und Terminologie nach Kirschfeld (1970).

pisches Aussehen (Abb. 1). Besonders die Margines ventro-laterales können durch blasige Vorwölbungen, bei einigen Arten durch luftsackartige Dilatationen, die an die Schläuche der Chamaeleonlungen erinnern, stark gelappt sein. Blasige Auftreibungen treten je nach Art auch auf den ventralen Außenflächen auf. Sie entstehen durch Luftkammern höherer Ordnung, die sich zur Lungenoberfläche hin erweitern und deren Kammerwandbasen von außen sichtbare Fissuren bilden, die die innere Gliederung deutlich erkennen lassen und bei Trocknung tief einschneiden.

Etwa in Höhe der ventralen Ein- und Austrittsöffnungen der Blutgefäße streben die dorso-lateralen Ränder auseinander, um den Verdauungstrakt ventral austreten zu lassen. Kraniad bildet das vordere Lungendrittel mit der Trachea und dem Oesophagus einen gemeinsamen Strang, indem sich die Lungenzipfel den Versorgungsstraßen eng anschmiegen. Dieser Strang füllt den Thorakalraum vollständig aus, die Lungenspitzen reichen bis weit in die Halsregion.

Artspezifisch ist die relative Lage des Bronchialhilus. Auch die Abstände zwischen den Ein- und Austrittsöffnungen der Blutgefäße und dem Bronchialhilus verändern sich von Art zu Art, sie behalten aber ihre Nachbarschaft zu diesem bei.

Als Bronchus wird der Teil des knorpelversteiften Luftweges bezeichnet, der von der Teilungsstelle der Trachea bis zum Beginn der kaudalen Endkammer reicht. Er wird in einen extrapulmonalen und einen intrapulmonalen Teil geschieden. Letzterer teilt sich unmittelbar hinter dem Hilus in einen hilo-kranialen Nebenbronchus und einen in hilo-kaudaler Richtung verlaufenden Hauptbronchus. Die Grenze zwischen dem äußeren und inneren Bronchus bildet die Abzweigungsstelle des Nebenbronchus.

Der Übergang zu den großen Endkammern erfolgt kontinuierlich. Die Grenze zwischen Bronchus und Cavum ist nicht festzulegen, weil es kein definiertes Bronchusende gibt.

Der intrapulmonale Bronchus steht mit einer von Art zu Art wechselnden Anzahl separater Kammern in Verbindung, die große respiratorische Hohlräume bilden und durch Scheidewände oder Septen getrennt sind, die von der Lungenwand bis zum Bronchus reichen. Die großen Kammern 1. Ordnung sind durch sekundäre und tertiäre Scheidewände unterteilt, die von der Lungenoberfläche abgehen und ihrerseits Nebenkammern 2. und höherer Ordnungen bilden. Kaudal und kranial treten die Septierungen zurück, und der Lungenraum weitet sich zu je einer großen kaudalen und kranialen Endkammer, die in der Hauptsache mechanisch-ventilierende Funktion haben (Abb. 2).

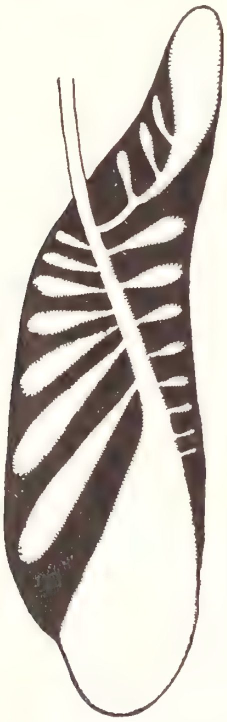


Abb. 2: Längsschnitt durch eine Waranlunge (vereinfachte Darstellung). Umgezeichnet nach Milani (1894).

In den respiratorisch wirksamen Lungenabschnitten sind die Kammerwände mit edicularem Parenchym ausgekleidet, ein System aus relativ großen polygonalen Maschen, deren Firste, reich an glatter Muskulatur, sich über ihren Basen erheben und kleine umrahmte Räume bilden (aedicula = lat. umrahmte Nische in der Wand, Duncker 1981, Perry 1983). Die wandständigen Nischen kehren ihre Öffnungen dem Inneren der Luftkammern zu, Milani (1894) nannte sie Krypten.

Das Atmungsgewebe ist heterogen verteilt, seine Dichte nimmt zum intrapulmonalen Bronchus hin zu bzw. terminad und ventrad ab. In den großen Endkammern und in den ventralen Kammern fehlt es zumeist, an die Stelle des Parenchyms treten hier große Maschen (Trabekel), reich an glatter Muskulatur, die den häutigen Kammerwänden flach aufliegen. Solche Lungenteile, die nur wenig oder gar keine Oberflächenvergrößerung aufweisen, neigen dazu, sich sackartig aufzuwölben und tendieren aus Stabilitätsgründen dahin, mit den Körperwänden und den umgebenden intracoelomalen Septen zu verwachsen (Duncker 1978, Perry & Duncker 1980, Perry 1983).

Der intrapulmonale Bronchus weist eine Anzahl meist kreisrunder Löcher (Ostien) auf, die in hilo-terminaler Folge gegeneinander versetzt in drei Reihen angeordnet sind. Jedes Ostium stellt einen eigenen Eingang zu einer Kammer 1. Ordnung dar, eine Gruppe aus drei Kammern 1. Ordnung bildet ein Stockwerk (Kirschfeld 1970). Je nach Spezies löst sich die Hierarchie der Stockwerke rasch oder zögernd auf, mit zunehmender Entfernung vom Hilus können sich zwei oder drei Ostien zu einem Ostium vereinigen (Kirschfeld 1970). Die Anzahl der Stockwerke variiert von Art zu Art.

Die Knorpelringe der Trachea und der extrapulmonalen Bronchien bilden ein regelmäßiges Luftweg-Skelett. Die Anzahl der Knorpelringe ist artabhängig, stets sind einige in zwei Ringe aufgespalten, oder es treten gelegentlich halbe Knorpelspangen auf. Die Knorpelringe der äußeren Luftwege sind im Bereich der dorsalen Verwachsung mit dem Oesophagus nicht geschlossen, der knorpelfreie Wandteil ist je nach Art unterschiedlich breit. Auch die Knorpelringe der gleichlangen Bronchien sind unvollständig, wobei die membranöse Falte bis zum Eintritt in die Lunge einen Schwenk um ca. 45° nach medial vollzieht.

Die Anzahl der Knorpelringe im Lungeninneren ist ebenfalls artspezifisch unterschiedlich, der Hauptbronchus behält je nach Spezies 9—48, der Nebenbronchus 2—32 Ringe bei (Tab. 1). Sie können unmittelbar hinter der Abgangstelle des Nebenbronchus geschlossen sein, in der weiteren Folge sind es aber dann Halbringe, die eine dorso-laterale Rinne bilden, die vom gegenüberliegenden Gewebe zu einem Rohr ergänzt wird. Nur bei zwei untersuchten Arten bleiben die Knorpelringe in beiden intrapulmonalen Bronchi vollständig geschlossen.

Beschreibung der Lungen der einzelnen Arten

Varanus (*Varanus*) *salvator salvator*

ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vs 220 (Abb.3).

Trachea und extrapulmonale Bronchi sind auffallend englumig, die Hili setzen tief an. Die Knorpelringe der äußeren Luftwege stehen dicht zusammen und sind dorsal nur knapp geöffnet, die leicht zugespitzten Enden berühren sich zumeist.

Die Lungenoberfläche ist stark gelappt, den ventro-lateralen Rändern entspringen luftsackähnliche Schläuche. Auf der Facies ventralis beider Lungen sind die Kammerfundi dachziegelartig überlagert.

Der kraniale Lungenteil umfaßt drei Stockwerke. Im englumigen Nebenbronchus stehen drei Reihen Ostien zu je drei Gruppen streng angeordnet. Auch der Hauptbronchus ist englumig und lang ausgezogen. In hilo-kaudaler Folge sind die Ostien über die ersten 4—5 Stockwerke hin sehr groß, weiter nach kaudal werden sie auffallend klein.

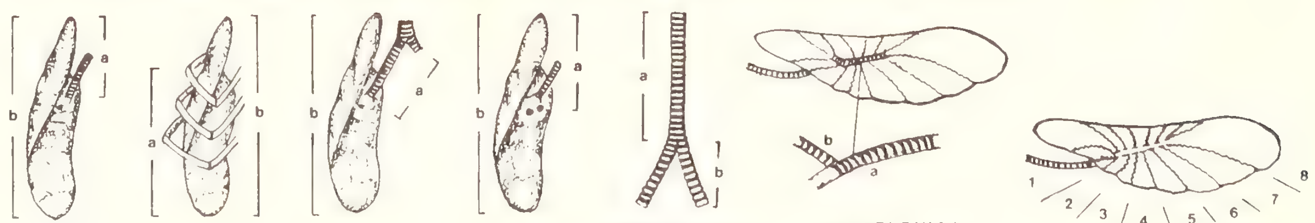
Der Übergang zu den parenchymfreien distalen Kammern verläuft abrupt, so daß die Bereiche, in denen der Gasaustausch stattfindet, scharf abgegrenzt erscheinen. Sobald distal rudimentäre Ediculae auftreten, werden die Kammerwände häutig-membranös. Sie weisen keine Unterbrechungen auf, über die die distalen Kammern außerhalb der zentralen Luftführung untereinander Verbindung hätten.

Varanus (*Varanus*) *indicus indicus*

ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vi 213 (Abb. 4).

Trachea und Bronchi sind relativ eng, die Knorpelringe stehen dicht zusammen und sind einheitlich geformt. Wie bei *V. salvator* zeigen sie nur wenig Tendenz zur Unregelmäßigkeit und Aufspaltung. Die leicht zugespitzten Enden der Knorpelringe stoßen aneinander. Die Bronchialhili setzen tief an.

Tabelle 1: Morphometrische Daten.



					KNORPELRINGE		KNORPELRINGE		
Arten	a:b	a:b	a:b	a:b	a	b	a	b	STOCKWERKE
Varanus salvadorii	1:2,33	1:1,37	1:5,38	1:2,91	96	51	46-48	31-32	13-14
V. varius	1:2,27	1:1,47	1:3,33	1:2,63	94	42	42-43	19-20	12-13
V. s. salvator	1:2,65	1:1,25	1:4,80	1:2,48	45	39	20-22	8- 9	10-12
V. i. indicus	1:2,51	1:1,23	1:4,95	1:2,21	48	37	22-23	10-12	10-11
V. gouldii flavirufus	1:2,35	1:1,27	1:5,20	1:2,15	66	25	18-19	8- 9	9-10
V. mertensi	1:2,34	1:1,32	1:5,66	1:2,68	47	34	18-19	8- 9	8- 9
V. bengalensis nebulosus	1:2,77	1:1,27	1:5,67	1:2,69	45	27	17-18	8- 9	7- 8
V. flavescens	1:2,30	1:1,35	1:5,83	1:2,25	45	26	17-18	5- 6	6- 7
V. rudicollis	1:2,69	1:1,38	1:5,42	1:2,49	39	29	16-17	8- 9	7- 8
V. mitchelli	1:2,66	1:1,37	1:5,50	1:2,79	70	18	11-12	7- 8	6- 7
V. a. acanthurus	1:2,93	1:1,33	1:5,66	1:3,26	38	28	18-19	6- 7	8- 9
V. t. timorensis	1:2,30	1:1,48	1:5,84	1:2,69	39	27	16-17	6- 7	7- 8
V. prasinus kordensis	1:2,72	1:1,38	1:5,52	1:3,51	42	25	11-12	6- 7	6- 7
V. p. prasinus	1:2,29	1:1,48	1:5,50	1:2,55	39	28	18-19	10-11	6- 7
V. semiremex	1:3,22	1:1,41	1:6,24	1:2,34	58	22	14-15	3- 4	6- 7
V. g. griseus	1:3,23	1:1,40	1:6,56	1:2,54	75	19	16-17	3- 4	6- 7
V. n. niloticus	1:4,00	1:1,42	1:6,43	1:3,08	85	18	9-11	2- 3	5- 6
V. e. exanthematicus	1:4,90	1:1,42	1:6,61	1:2,54	73	19	9-11	2- 5	5- 6

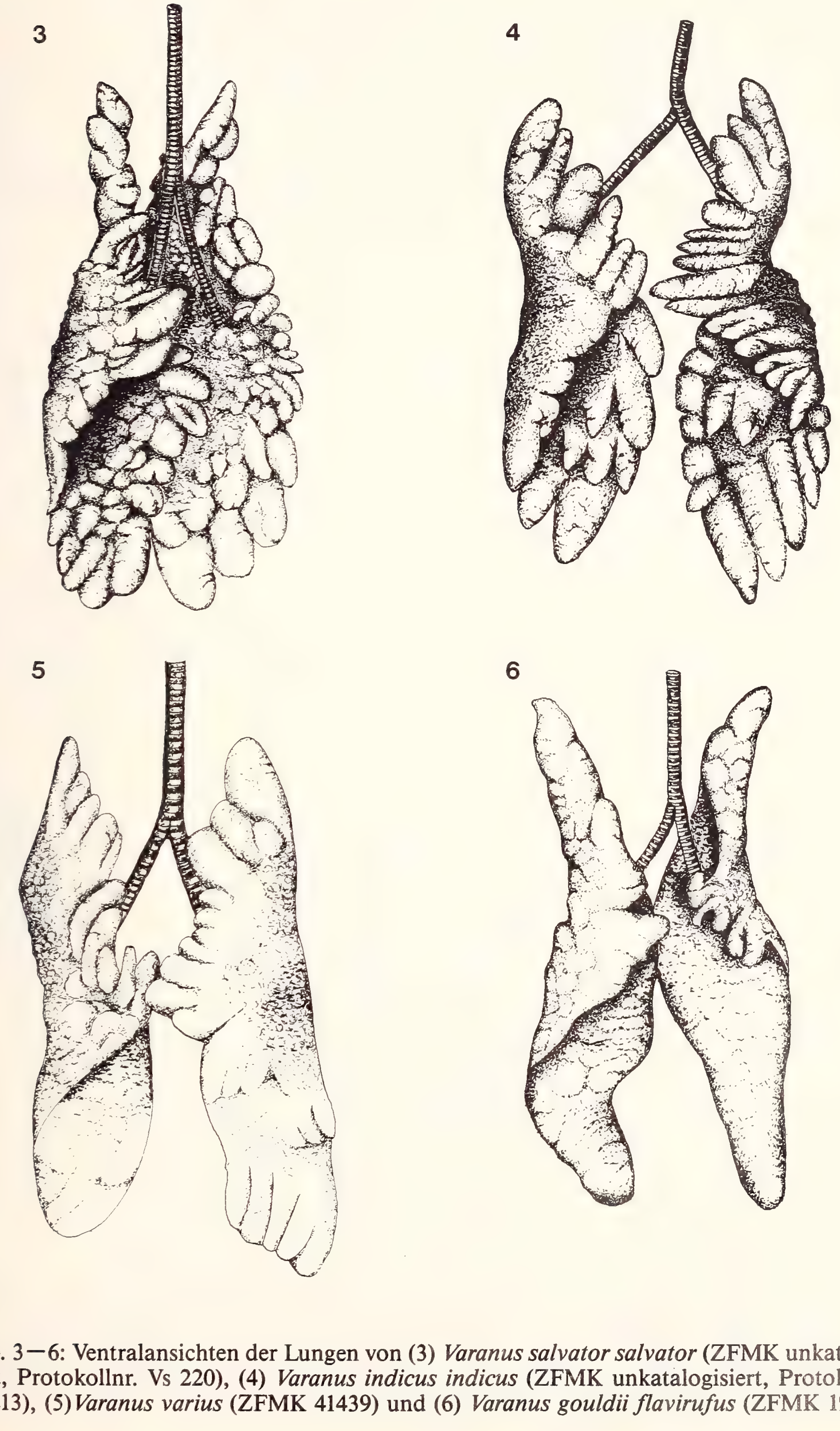


Abb. 3—6: Ventralansichten der Lungen von (3) *Varanus salvator salvator* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vs 220), (4) *Varanus indicus indicus* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vi 213), (5) *Varanus varius* (ZFMK 41439) und (6) *Varanus gouldii flavirufus* (ZFMK 19209).

Die Lungenoberfläche ist bizarr gelappt. Die Margines ventro-laterales und dorsales sind „gesägt" durch eine Anzahl Luftschläuche. Wie bei *V. salvator* sind die Ventralseiten dachziegelartig strukturiert durch übereinanderliegende Kammern höherer Ordnung.

Der kraniale Lungenabschnitt besteht aus drei Stockwerken, die über drei Reihen Ostien zu je drei Gruppen belüftet werden. Für den Hauptbronchus gilt im wesentlichen die Beschreibung der vorangegangenen Art.

Die mit Parenchym ausgekleideten Bereiche sind scharf abgegrenzt. Distal tritt das Atmungsgewebe abrupt zurück, an seine Stelle tritt ein grobes Maschenwerk aus glatter Muskulatur. Die häutigen Kammerwände sind hier durch zahlreiche kreisrunde Löcher unterbrochen.

Varanus (*Varanus*) *varius*

ZFMK 41439 (Abb. 5).

Relativ lange, weitlumige Trachea, deren schmale Knorpelringe an den dorsalen Enden stumpf oder schwach gegabelt sind. Die membranöse dorsale Abdachung ist in der Mitte breit und wird nach kaudal hin schmaler, die Ringenden berühren sich jedoch an keiner Stelle. Die trachealen Ringe zeigen Tendenz zur Unregelmäßigkeit, ein geringer Prozentsatz spaltet auf. Die äußeren Bronchien sind sehr lang ausgezogen.

Die Lungen sind verhältnismäßig gedrungen. Besonders an den ventralen Rändern, aber auch auf den Ansichtsflächen im kaudalen Drittel zeigen sich starke Lappungen. Die einzelnen Luftschläuche sind jedoch nicht so lang wie bei den Organen von *V. salvadorii*. Die Gefäßhili liegen wie bei diesem kranial zum Bronchialhilus.

Der intrapulmonale Bronchus ist reich an Stützknorpeln, bei beiden Bronchienästen sind die Knorpelringe bis zum Ende hin geschlossen. Der Nebenbronchus weist keine Ostien auf, der Hauptbronchus ist dagegen von solchen Kammerpforten durchbrochen. Das Atmungsgewebe ist dicht gelagert, ein Dichteabfall ist nur in den distalen Kammern festzustellen. Öffnungen in den häutigen Wänden zwischen den distalen Kammern existieren nur sehr vereinzelt.

Varanus (*Varanus*) *gouldii flavirufus*

ZFMK 19209 (Abb. 6).

Die Trachea ist englumig, die schmalen Knorpelringe sind dorsal nur wenig geöffnet. Ihre dorsalen Enden sind in kraniokaudaler Folge anfangs stumpf oder schwach gegabelt, im Mittelfeld zugespitzt und im letzten Drittel wie anfangs stumpf oder schwach gegabelt. Die Bronchi sind lang ausgezogen, die Hili setzen sehr tief an.

Die Lungen sind eher schlank als gedrungen, die ventralen Ränder zeigen sich, von wenigen zipfligen Ausziehungen im Bereich des Sternum abgesehen, weitgehend ungelappt. Auch die übrigen Ränder und Ansichtsflächen zeigen keine Auftreibungen.

Zum kranialen Lungenabschnitt gehören drei Stockwerke. Der Nebenbronchus trägt drei Reihen regelmäßig angeordneter Ostien, über die die drei Kammergruppen belüftet werden, und mündet in die große kraniale Endkammer. Der Hauptbronchus zieht sich als langes Rohr nach kaudal und erweitert sich nur sehr zögernd zur kaudalen Endkammer, zuvor jedoch hat er über die ersten vier Stockwerke hin eine auffallende Aufweitung erfahren. In diesem Abschnitt sind auch die Ostien besonders groß und von Knorpelringen umrandet. Das dicht gelagerte Parenchym fehlt nur in den terminalen Kammern und in den wenigen Luftschläuchen des sternalen Bereichs.

Varanus (*Varanus*) *mertensi*

ZFMK 25696 (Abb. 7).

Relativ lange, englumige Trachea, deren sehr schmale Knorpelringe an den Enden in der Reihenfolge wie bei *V. gouldii* stumpf oder schwach gegabelt und zugespitzt sind. Bis zur Nr. 21 sind die Ringe leicht geöffnet, bis zum 42. Ring berühren sich die zugespitzten Enden und klaffen von da ab bis zur Bifurkation der Bronchien weit auseinander. Die Ringe zeigen wie bei *V. gouldii* keine Tendenz zur Unregelmäßigkeit oder Aufspaltung.

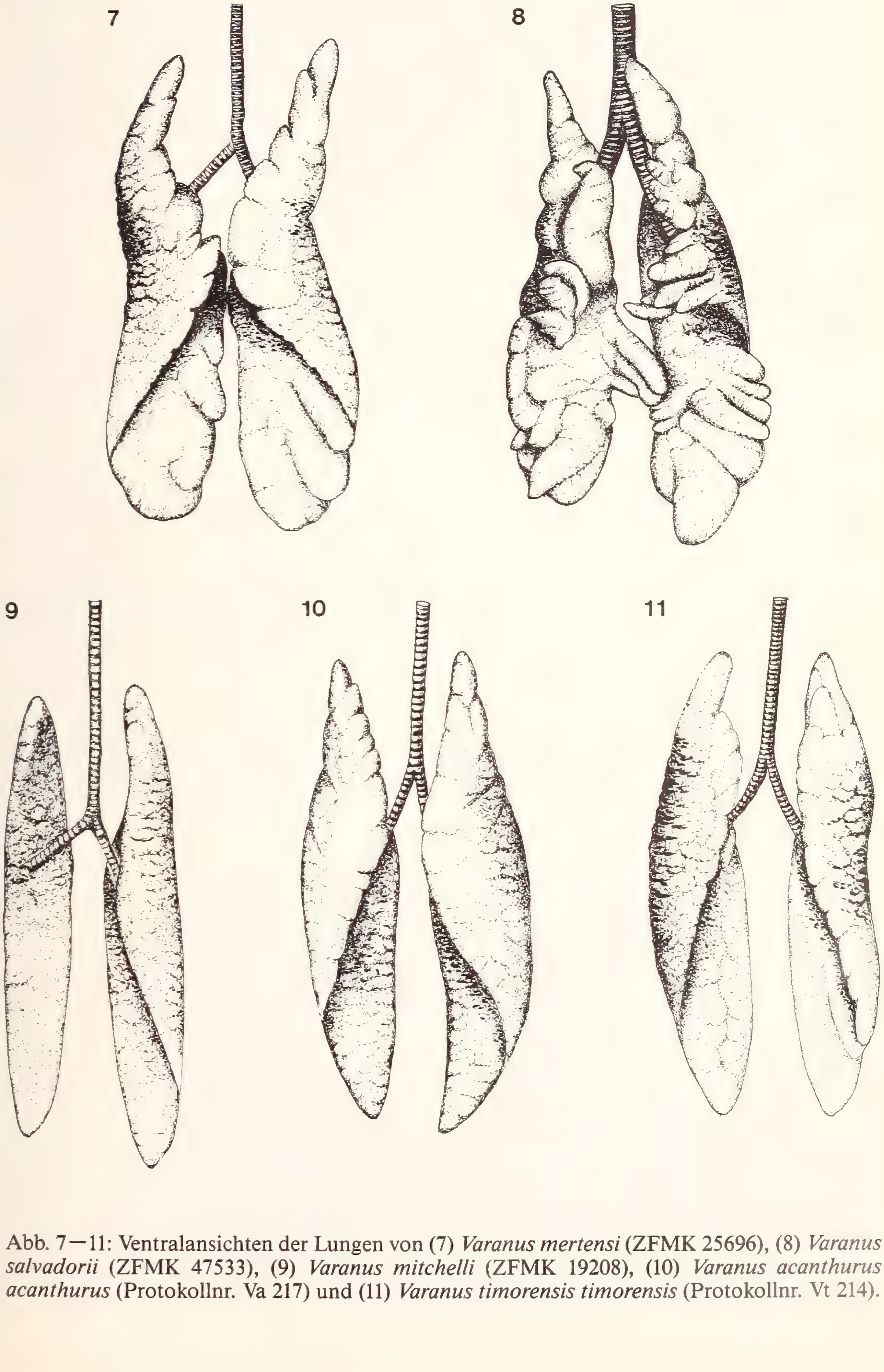


Abb. 7—11: Ventralansichten der Lungen von (7) *Varanus mertensi* (ZFMK 25696), (8) *Varanus salvadorii* (ZFMK 47533), (9) *Varanus mitchelli* (ZFMK 19208), (10) *Varanus acanthurus acanthurus* (Protokollnr. Va 217) und (11) *Varanus timorensis timorensis* (Protokollnr. Vt 214).

Beide Lungen sind schlank und ungelappt, die Oberflächen lassen nur wenig von der inneren Gliederung erkennen. Die am Trockenpräparat auftretenden Aufwölbungen entstanden durch Schrumpfung der Septenbasen.

Der kraniale Lungenabschnitt besitzt nur ein Stockwerk, das verhältnismäßig parenchymreich ist und durch einen vergleichsweise langen Nebenbronchus belüftet wird, der ein Ostienpaar aufweist. Nach kaudal nimmt das Parenchym rasch ab, so daß der sehr weitlumige Hauptbronchus nicht so weit ausgezogen ist. Die Ostien sind groß und von Knorpelringen eingerahmt. Das kaudale Lungendrittel ist frei von Atmungsgewebe, nach ventral ist kein wesentlicher Dichteabfall zu bemerken.

Varanus (*Papusaurus*) *salvadorii*

ZFMK 47533 (Abb. 8).

Ausgesprochen weitlumige Trachea und extrapulmonale Bronchi, deren Hili sehr tief ansetzen, etwa mit den Verhältnissen bei *V. gouldii* vergleichbar. Die dorsale Falte ist relativ schmal, so daß sich die Knorpelringe fast berühren, wird aber zur Mitte hin etwas breiter. Die Ringe sind sehr schmal und folgen in engen, gleichmäßigen Abständen. Die Enden der Knorpelringe sind durchgehend stumpf oder höchstens schwach abgerundet und zeigen keinerlei Tendenz zur Aufspaltung oder Unregelmäßigkeit.

Die Lungen sind eher schlank als gedrungen. Die Margines dorsales waren nicht wie bei allen anderen untersuchten Arten verwachsen, zwischen ihnen befand sich ein gleichmäßig durchgehender Abstand von ca. 10 mm. Trotz der sehr eindrucksvoll geformten Oberflächen finden sich im Erscheinungsbild dieser Lungen keine Anklänge an die Organe von *V. salvator* oder *V. indicus*. Die langen Luftschläuche erinnern an die Anhängsel der Chamäleonlungen.

Wie bei den Lungen von *V. varius* liegen die Gefäßhili kranial zum Bronchialhilus.

Beide Äste des überaus knorpelreichen intrapulmonalen Bronchus stellen vollständig geschlossene Rohrstücke dar, deren Knorpelringe bis zuletzt geschlossen bleiben. Der Nebenbronchus weist keine Unterbrechungen durch Ostien auf, die Ostien des Hauptbronchus sind extrem klein, so daß sie, bei geschrumpftem Parenchym, auf den ersten Blick fast gar nicht zu erkennen sind.

Das Atmungsgewebe ist extrem dicht gelagert, ein deutlicher Abfall ist nur in den distalen Kammern festzustellen, in denen ein Netz aus glatter Muskulatur für ausreichende Stabilität sorgt. Kommunikationen in den häutigen Wänden der distalen Kammern existieren nicht.

Varanus (*Varanus*) *mitchelli*

ZFMK 19208 (Abb. 9).

Lange und englumige Trachea und kurze extrapulmonale Bronchien, deren Hili verhältnismäßig tief ansetzen. Die dorsale Öffnung der Knorpelringe ist bis zur Mitte des Luftrohres sehr schmal, danach öffnen sich die Ringe bis zum Eintritt in das Lungeninnere. Wo sich die Ringenden berühren, sind sie stumpf, im Bereich größerer Öffnungen ebenfalls stumpf oder bestenfalls schwach zugespitzt. Das Aussehen der Knorpelringe und die Form der Ringenden erinnern an die Verhältnisse bei *V. semiremex*.

Die Lungen erscheinen ausgesprochen schlank und ungelappt, die großen Endkammern wölben sich im geblähten Zustand nur schwach vor und laufen spitz zu. Die Oberflächen sind glatt, die Kammerwandbasen bilden auch am Trockenpräparat keine sehr tiefen Fissuren.

Zwischen Bronchialhilus und Polus cranialis befindet sich nur ein Stockwerk. Dieser Lungenabschnitt ist parenchymarm. Der Nebenbronchus ist nicht sehr lang und mündet dort in die kraniale Endkammer, wo die Kammerwandbasen des ersten Stockwerks am Bronchus ansetzen. Die kaudale Endkammer ist etwas kleiner. Das Atmungsgewebe ist auf das mittlere Lungendrittel beschränkt und besteht aus locker abgeordneten Ediculae, die am dichtesten im Bereich der dorsalen Kammergruppen gelagert sind, wodurch der Eindruck eines deutlichen Dichteabfalls nach ventral hin entsteht.

Die häutigen Kammerwände weisen zahlreiche Löcher auf.

Varanus (*Odatria*) *acanthurus acanthurus*

Protokollnr. Va 217 (Abb. 10).

Englumiges Trachealrohr mit breiten Knorpelringen, die in kraniokaudaler Folge an Unregelmäßigkeit und Neigung zur Aufspaltung zunehmen. Bis zum 22. Ring ist die dorsale membranöse Abdachung schmal, dann verbreitert sie sich bis über die Abzweigung der Bronchien hinaus, wo sie kurz vor dem Hilus wieder so schmal wird, daß die Ringenden aneinanderstoßen. In Bereichen weiter dorsaler Ringöffnungen sind die Ringenden zugespitzt, stumpfe Ringenden befinden sich dort, wo sie sich berühren.

Die Lungen sind bemerkenswert schlank und ihre Oberflächen frei von Aufwölbungen, die terminalen Bereiche sind spitz ausgezogen. Ihre äußere Erscheinung erinnert an die Lungen von *V. timorensis*, um so weniger stimmt deren innerer Bau überein.

Der Nebenbronchus ist relativ lang, belüftet aber nur ein Stockwerk und weist keine Ostien auf. Der Hauptbronchus ist von drei Reihen großer Ostien durchbrochen, die Ostien sind von Knorpelringen umrandet. Zwischen den knorpeligen Umrandungen steht je eine Knorpelspange senkrecht zum Lochrand. Die Kammerwände des kranialen Stockwerks sind weitgehend parenchymfrei und nur mit weiten Maschen aus glatter Muskulatur austapeziert. Dagegen sind die nachfolgenden Stockwerke reichlich mit Atmungsgewebe ausgestattet, das erst in den äußersten terminalen Bereichen zu rudimentieren beginnt. Ein Dichteabfall nach ventral ist nicht festzustellen.

Varanus (*Odatria*) *timorensis timorensis*

Protokollnr. Vt. 214 (Abb. 11 u. 12).

Englumige Trachea mit breiten Knorpelringen, die nicht sehr eng aufeinanderfolgen. Die dorsalen Öffnungen sind sehr schmal, so daß die Ringe anfangs fast geschlossen erscheinen. Nach kaudal nehmen die Öffnungen allmählich an Breite zu. Die Enden der Knorpelringe sind stumpf, leicht zugespitzt dagegen dort, wo die membranöse Abdachung breiter wird. Nach kaudal hin stellt sich die Tendenz zur Aufspaltung einzelner Knorpelringe ein.

Die Lungen erscheinen schlank und gestreckt und ohne auffällige Aufwölbungen, die terminalen Bereiche sind zugespitzt. Alle Margines sind glatt und ungelappt, nur im kranialen Teil deuten einige Fissuren die innere Organisation an. Wie bei *V. acanthurus* sind die Ein- und Austrittsöffnungen der Lungengefäße in eine kraniale Position zum Bronchialhilus gewandert.

Obwohl der kraniale Teil sehr lang ausgezogen ist, besteht er nur aus einem Stockwerk. Der Nebenbronchus besteht aus geschlossenen Knorpelringen, die keine Ostien tragen. Die Knorpelringe des Hauptbronchus erhalten sich bis kurz vor der Aufweitung zur terminalen Kam-

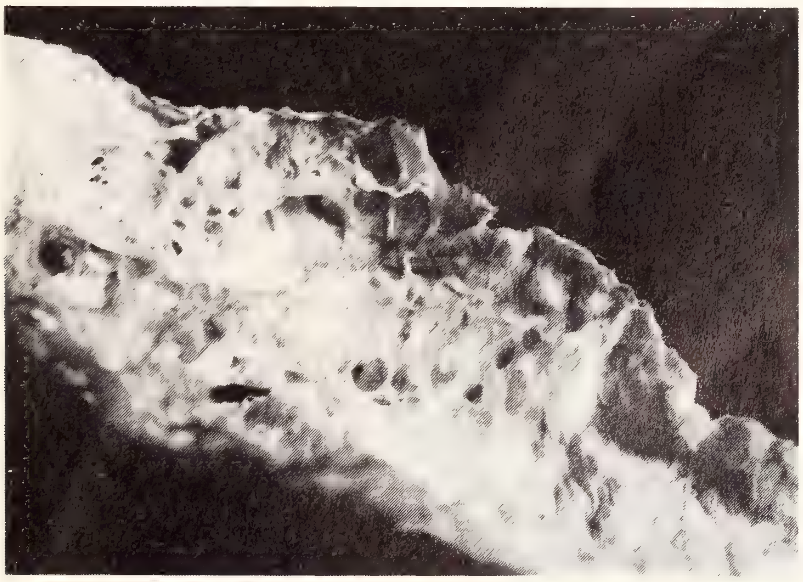


Abb. 12: Löcher in den Kammerwänden der Lunge von *Varanus t. timorensis* (Protokollnr. Vt 214).

mer. Das respiratorische Gewebe ist auffallend locker angeordnet mit deutlichem Dichteabfall nach kranial und kaudal, weniger nach ventral. Die einzelnen Kammern kommunizieren untereinander über große kreisrunde Löcher in den häutigen Kammerwänden (Abb. 12). Die innere Organisation erinnert an *V. prasinus prasinus.*

Varanus (*Odatria*) *prasinus prasinus*

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnrn. Vp 217, Vp 218) (Abb. 13).

Trachea mit mittelweitem Lumen, deren Knorpelringe relativ breit sind und weit auseinanderstehen. Die einzelnen Ringe sind dorsal bis zum letzten Drittel gleichmäßig weit geöffnet, von da ab bis zur Bifurkation der Bronchien weitet sich die Pars membranacea zunehmend auf, die Aufweitung setzt sich auf den Bronchien fort. Zugespitzte Ringenden zeigen sich nur im Bereich der Aufweitungen, bis dahin sind sie schwach bis stark gegabelt.

Von ihrem äußeren Erscheinungsbild sind die Lungen kräftiger gebaut als die der anderen Angehörigen der Untergattung *Odatria.* Auffällig sind die rundlich vorgewölbten terminalen Kammern. Verwachsungen des Bronchus, wie sie bei der *kordensis*-Rasse konstatiert wurden, treten nicht auf. Die ventralen Gefäßhili liegen kranial zur Bronchuspforte.

Die innere Organisation erinnert an *V. p. kordensis*, jedoch konzentriert sich das respiratorische Gewebe auf den Abschnitt des mittleren Lungendrittels. Der Nebenbronchus ist lang ausgezogen, belüftet aber nur ein Stockwerk. Der Hauptbronchus reicht nur über 3—4 Stockwerke und geht dann in das Cavum caudale über.

Varanus (*Odatria*) *prasinus kordensis*

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vp 216) (Abb. 14 u. 15).

Relativ englumige Trachea mit breiten Knorpelringen, die dorsal weit geöffnet sind. Die Enden sind schmal-lanzettlich zugespitzt, berühren sich aber an keiner Stelle.

Die Lungen sind mäßig schlank, Fissuren, die die Trennwände der ventro-lateralen Kammern andeuten, treten nur im Bereich des Sternum und weiter kranial auf, sechs bis sieben solcher nach ventral ausgerichteten Kammern werden auf beiden Lungen sichtbar.

Bemerkenswert ist, daß der Bronchus unmittelbar nach seiner Entstehung in die Lunge eintritt und dort mit der Facies medialis der linken Lunge (bzw. der F. ventralis der rechten) verwächst. Dadurch ist die Abgangsstelle des Nebenbronchus weit in das Lungeninnere verlagert. Das so entstandene Zwischenrohrstück ist hauptsächlich membranös, von den Knorpelringen sind lediglich kurze, dorsal und ventral angeordnete Spangen geblieben. Erst nach Abgang des Nebenbronchus tritt wieder, nach einigen geschlossenen Ringen, die sonst übliche Rinne aus Halbringen auf, die den intrapulmonalen Hauptbronchus auskleidet (Abb. 15). Der reicht aber nur über zwei bis drei Stockwerke und geht dann rasch in ein lockeres System aus respiratorischem Gewebe über.

Da die Lungen ausgesprochen parenchymarm sind, werden die einzelnen Stockwerke durch häutige Septen abgegliedert, die an der Pleura enden. Diese Septen sind, ähnlich wie bei *V. timorensis*, durch Löcher stark unterbrochen (Abb. 15).

Die bronchialen Verwachsungen erinnern an *V. rudicollis.*

Varanus (*Odatria*) *semiremex*

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vsi 215) (Abb. 16).

Relativ lange, nicht allzu englumige Trachea, deren sehr breite Knorpelringe dicht zusammenstehen. Bis zum 21. Ring ist die dorsale Öffnung sehr schmal, von da ab bis zum 43. Ring sind sie nahezu geschlossen, danach klaffen sie bis zur Bifurkation weit auseinander. Wo sich die Ringenden berühren, sind sie stumpf, in Bereichen mit großen Öffnungen bestenfalls schwach zugespitzt.

Die Lungen erscheinen schlank und ungelappt, das kaudale Ende ist blasig vorgewölbt. Auch im geblähten Zustand bleiben beide Lungen lateral auffällig abgeplattet.

Zwischen Hilus und Polus cranialis befindet sich nur ein Stockwerk. Dieser Lungenabschnitt ist aber sehr parenchymreich und wird belüftet über einen relativ langen Nebenbron-

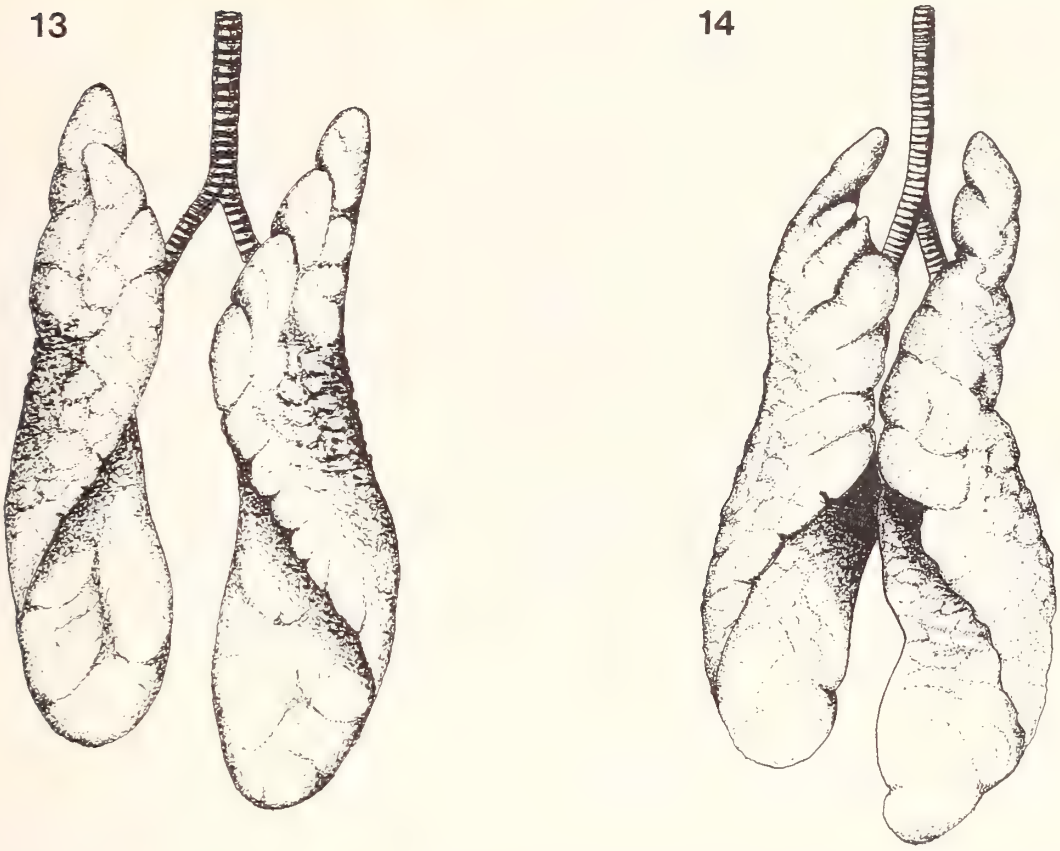


Abb. 13—14: Ventralansichten der Lungen von (13) *Varanus prasinus prasinus* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vp 218) und (14) *Varanus prasinus kordensis* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vp 216).

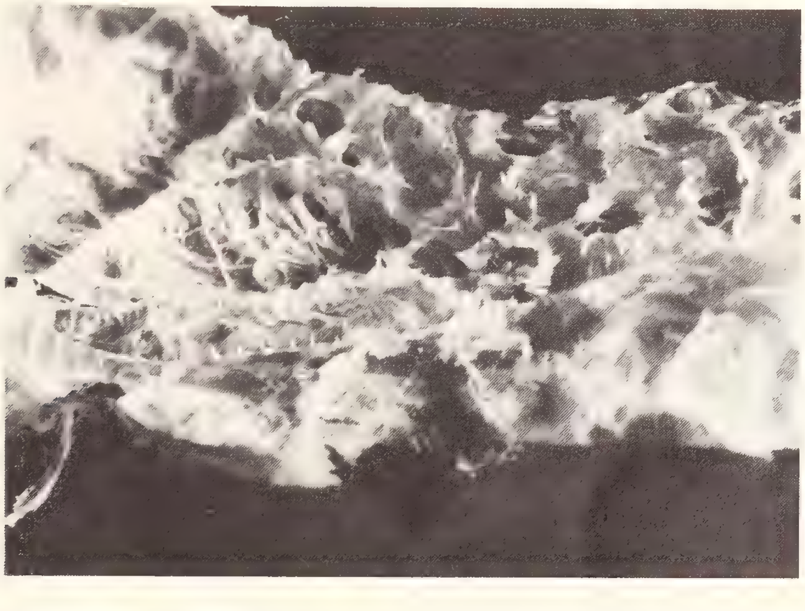


Abb. 15: Locker angeordnetes Parenchym in der Lunge von *Varanus prasinus kordensis* (Protokollnr. Vp 216). Das Knorpelgerüst des eingewachsenen Bronchusastes besteht aus kurzen Spangen.

chus, der zwei Ostien aufweist. Nur in den terminalen Bereichen rudimentiert das Atmungsgewebe. Das kaudale Lungendrittel ist häutig-membranös und weitgehend parenchymfrei. Der sehr weitlumige intrapulmonale Hauptbronchus ist daher sehr kurz. Die Ostien sind ausgesprochen groß und von Knorpelringen umrandet. Ein deutlicher Parenchymdichteabfall nach ventral ist nicht festzustellen. Die häutigen Kammerwände sind weitaus weniger durchbrochen als bei *V. timorensis.*

Varanus (Polydaedalus) niloticus niloticus

ZFMK 17526 (Senegal) (Abb. 17), ZFMK 20146 (Nigeria), ZFMK 29765 (Kamerun), ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vn 219).

Langes, englumiges Trachealrohr mit anfangs dicht zusammenstehenden Knorpelringen, die in kranio-kaudaler Folge weiter auseinandergehen und breiter werden. Hinter der Glottis berühren sich die Ringenden im Bereich der dorsalen Verwachsungen, mit zunehmendem Abstand zur Glottis weiten sich die dorsalen Öffnungen. In der vorderen Hälfte sind die Ringenden rundlich oder leicht gegabelt, im weiteren Verlauf sind sie lanzettlich zugespitzt.

Die Lungen sind relativ schlank und erinnern an die Atmungsorgane des ebenfalls aquatilen *V. mertensi*; im frischen Zustand zeigen sie kaum blasige Auftreibungn. Während der kraniale Lungenteil verhältnismäßig spitz zuläuft, wölben sich die kaudalen Kammern rundlich vor und lassen etwas vom inneren Bauplan erkennen.

Der intrapulmonale Nebenbronchus bildet nach seiner Abzweigung nur ein kurzes Rohr, das unmittelbar in die Kammern des einzigen Stockwerks übergeht. Auch der Hauptbronchus bildet ein kurzes Rohrstück, das nur knapp über drei Stockwerke reicht und rasch in ein lockeres Gefüge aus kleinen und kleinsten Kammern übergeht. Alle Kammern bilden ein auffällig lockeres und wenig hierarchisches System, das eine hohe Durchlässigkeit gewährleistet. Auch im inneren Bau lassen sich deutliche Anklänge an *V. mertensi* finden.

Varanus (Indovaranus) bengalensis nebulosus

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vb 210) (Abb. 18).

Kurze, weitlumige Trachea, deren Knorpelringe über die ganze Länge des Luftrohres gleichbleibend breit sind. Die Abstände zwischen den Ringen verengen sich zur Mitte hin und nehmen bis zur Gabelung der Bronchien wieder an Breite zu. Die dorsale Öffnung der Ringe ist anfangs schmal und weitet sich nach kaudal auf. Die Ringenden sind im Bereich der schmalen Trennstelle stumpf oder schwach gegabelt, im weiteren Verlauf werden sie wie bei *V. rudicollis* lanzettlich spitz. Eine Tendenz zur Aufspaltung ist nicht festzustellen.

Die beiden Lungenflügel erscheinen gedrungen und an den ventro-lateralen Rändern gelappt. Denen sitzen im Bereich der ersten Rippe am Brustkorb je ein zipfliger Anhang auf, die in situ tief in die Axillae eingewachsen sind. Ein dritter, kraniad gerichteter Schlauch verläuft in der Medianebene. Diese Eigentümlichkeit wurde bereits von Milani (1894) beschrieben, er bezeichnete den medianen Zipfel als unpaar. Das vorliegende Organ weist dagegen eine entsprechende Dilatation auf dem gegenüberliegenden Margo auf, die nach medio-kaudal zeigt.

Unmittelbar nach Eintritt des äußeren Bronchus in die Lunge zweigt ein mit 8 Knorpelringen relativ langer Nebenbronchus ab, der zwei kraniale Stockwerke belüftet. Beim Hauptbronchus bricht der knorpelbewehrte Rohrteil etwa nach dem vierten Stockwerk ab, bis dahin reicht auch die strenge Anordnung der Stockwerke. Bei dem oben beschriebenen zweiten Zipfelpaar handelt es sich um die ventro-lateralen Kammern des dritten Stockwerks. Das Atmungsgewebe ist sehr dicht gelagert und nimmt nach terminal und ventral fast übergangslos ab. Die parenchymfreien, blasebalgähnlichen Endkammern erinnern stark an die Verhältnisse in *V. salvator.* Die Wände der distalen Kammern weisen keine Löcher auf.

Varanus (Psammosaurus) griseus griseus

ZFMK 35770 (Abb. 19).

Relativ lange, weitlumige Trachea, deren Knorpelringe unregelmäßig breit sind. Dorsal sind die Ringe einheitlich weit geöffnet, die Ringenden sind zumeist rundlich-spitz, dazwischen stehen, ohne erkennbares Prinzip, Ringe mit tief gespaltenen Enden.

Die Lungen sind schlank und wenig gelappt, lediglich auf der linken Lunge sind die Septenbasen der ventro-lateralen Kammern im Bereich des Rippenkorbes durch eingeschnittene Fissuren sichtbar. Bemerkenswert ist ein zipfliger, nach kranial gerichteter Schlauch auf der Ventralseite der rechten Lunge, der unterhalb des Hilus ansetzt und diesen überdeckt.

Der kraniale Lungenteil ist kurz, kurz ist auch der Nebenbronchus, der unmittelbar in die Kammern des einzigen Stockwerks übergeht, ohne ein nennenswertes Luftrohr zu bilden.

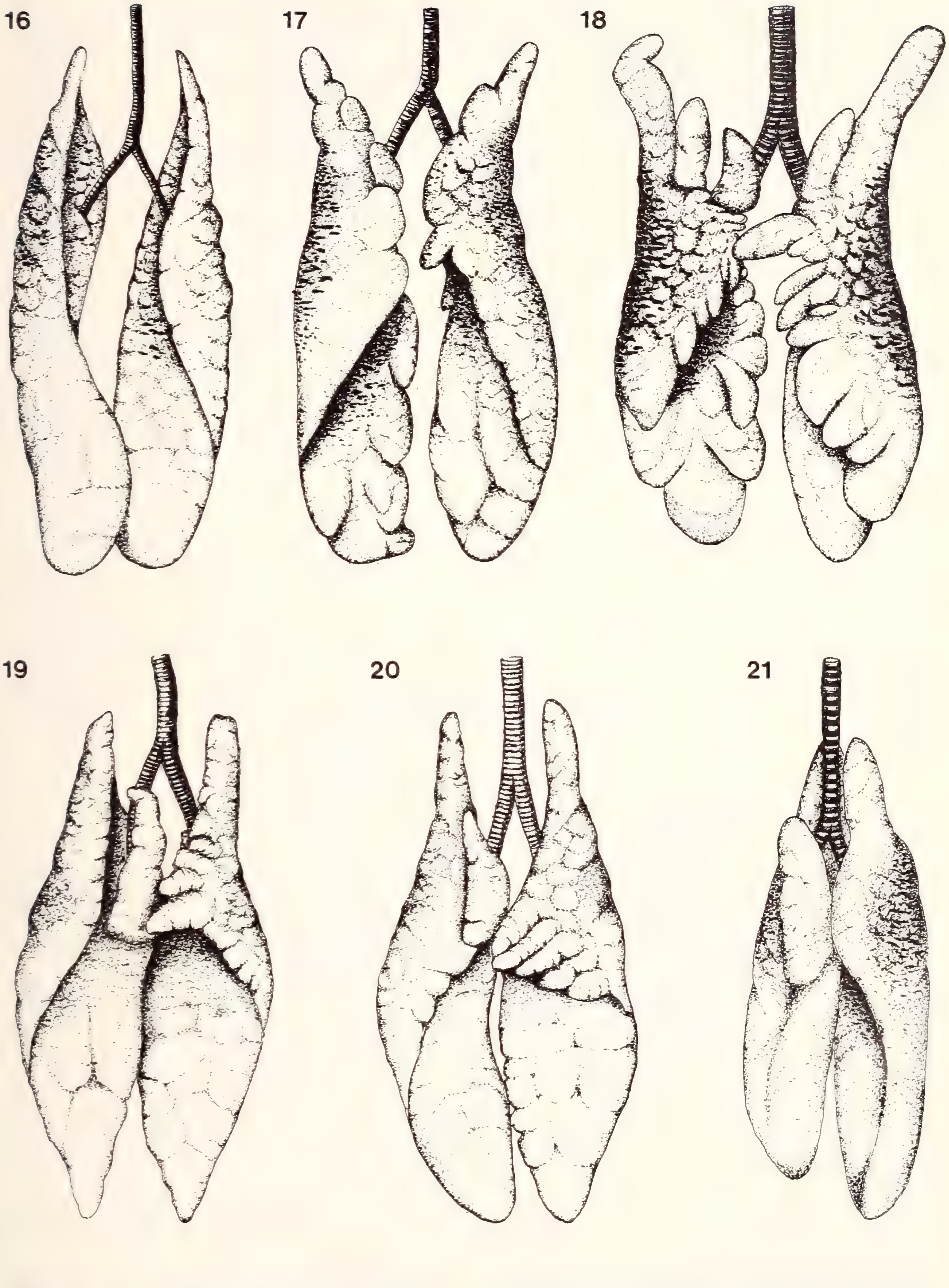


Abb. 16—21: Ventralansichten der Lungen von (16) *Varanus semiremex* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vsi 215), (17) *Varanus niloticus niloticus* (ZFMK 17526), (18) *Varanus bengalensis nebulosus* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vb 210), (19) *Varanus griseus griseus* (ZFMK 35770), (20) *Varanus flavescens* (ZFMK 7535) und (21) *Varanus exanthematicus exanthematicus* (Protokollnr. Ve 106).

Dagegen zieht sich ein langer intrapulmonaler Hauptbronchus durch das Lungengewebe, der sich zwischen Hilus und viertem Stockwerk auffallend erweitert, entsprechend groß sind die Ostien. Danach verengt er sich bis zum Eintritt in die kaudale Endkammer und verkleinern sich die Kammereingänge. Im Lungenzentrum bildet das respiratorische Gewebe ein dichtes spongiöses Netzwerk. Nach ventral und terminal rudimentiert es, bis es keine Septen mehr bildet und als enges und flaches Maschenwerk der Pleura aufliegt. Häutige Kammerwände ohne Parenchym treten nicht auf. Der innere Lungenbau, aber auch das äußere Erscheinungsbild erinnern an *V. flavescens.*

Varanus (*Empagusia*) *flavescens*

ZFMK 7535 (Abb. 20).

Kurze und relativ weitlumige Trachea, deren Knorpelringe dorsal gleichmäßig und weit geöffnet sind, so daß die dorsale membranöse Abdachung wie eine gleichmäßig breite Aufwölbung wirkt. Die Ringenden sind lanzettlich zugespitzt, nur ganz wenige Ringe neigen zur Aufspaltung.

Die Lungen erinnern äußerlich an die von *V. griseus*, sind weitgehend frei von Lappungen und Auftreibungen und terminal spitz zulaufend. Auf der Facies ventralis der rechten Lunge steht ein zipfliger Schlauch, der nach kranial weist und weit über den Bronchushilus hinausreicht.

Der kraniale Teil der Lunge besitzt zwei Stockwerke. Der Nebenbronchus ist mit sechs Knorpelringen kürzer als der von *V. bengalensis*, bildet aber wie bei diesem nach dem letzten Knorpelring eine Rohrfortsetzung aus Atmungsgewebe, von dem aus Zuwege zu den Kammern führen. Ein langer Hauptbronchus zieht sich durch die Lunge, die Hierarchie der Stockwerke und der Ostienreihen löst sich erst nach vier bis fünf Stockwerken auf.

Nach terminal und ventral geht das Atmungsgewebe in ein einfaches Maschenwerk aus rudimentiertem Parenchym über, das schließlich keine Septierungen mehr bildet und als grobes und flaches Maschenwerk der Pleura aufliegt. Vollständig parenchymfreie, nur häutige Endkammern, wie sie z. B. bei *V. exanthematicus*, dem zweiten Angehörigen der Untergattung *Empagusia*, auftreten, besitzt die untersuchte Lunge nicht.

Varanus (*Empagusia*) *exanthematicus exanthematicus*

Protokollnrn. Ve 106 (Abb. 21), Ve 211 (Abb. 22).

Wie bei *V. niloticus* stehen die Knorpelringe der Trachea in kraniokaudaler Folge bis Ende des ersten Drittels dicht aufeinander, danach werden die Abstände größer und die Ringe breiter. Auch die dorsalen Öffnungen der Knorpelringe bleiben in der kranialen Hälfte des Luftrohres schmal, danach weiten sie sich auf. Im Bereich der Aufweitungen sind die Ringenden zugespitzt, rundlich oder leicht gegabelt dort, wo sich die Ringenden fast berühren.

Die Lungen sind gedrungen und insgesamt wenig gelappt, die Apices sind kurz und spitz ausgezogen, die Endkammern im mittleren Blähzustand durch Vorwölbungen gut erkennbar. Im Bereich der ventralen Überdeckung sind die Kammern stärker ausgezogen, ohne jedoch regelrechte Dilatationen zu bilden. Auf der Facies ventralis der rechten Lunge befindet sich ein nach kranial gerichteter Zipfel, der an *V. griseus* und *V. flavescens* erinnert.

Der kraniale Lungenteil wird von einem Stockwerk ausgefüllt. Der Nebenbronchus endet nach wenigen Knorpelringen, mündet aber nicht direkt in die einzelnen Kammern, sondern bildet eine Verlängerung aus Atmungsgewebe. Gegenüber den stammesgeschichtlich älteren Waranen ist die Anzahl der Knorpelringe im Hauptbronchus um ein Mehrfaches zurückgegangen. Das Atmungsgewebe ist locker angeordnet mit deutlichem Abfall nach ventral und zu den großen Endkammern hin, die vollständig parenchymfrei sind.

Varanus (*Dendrovaranus*) *rudicollis*

ZFMK 26666 (Abb. 23).

Kurze und auffallend weitlumige Trachea mit relativ breiten und engstehenden Knorpelringen, deren dorsale Enden ausgesprochen schmal-lanzettlich zulaufen und sich in der kranialen

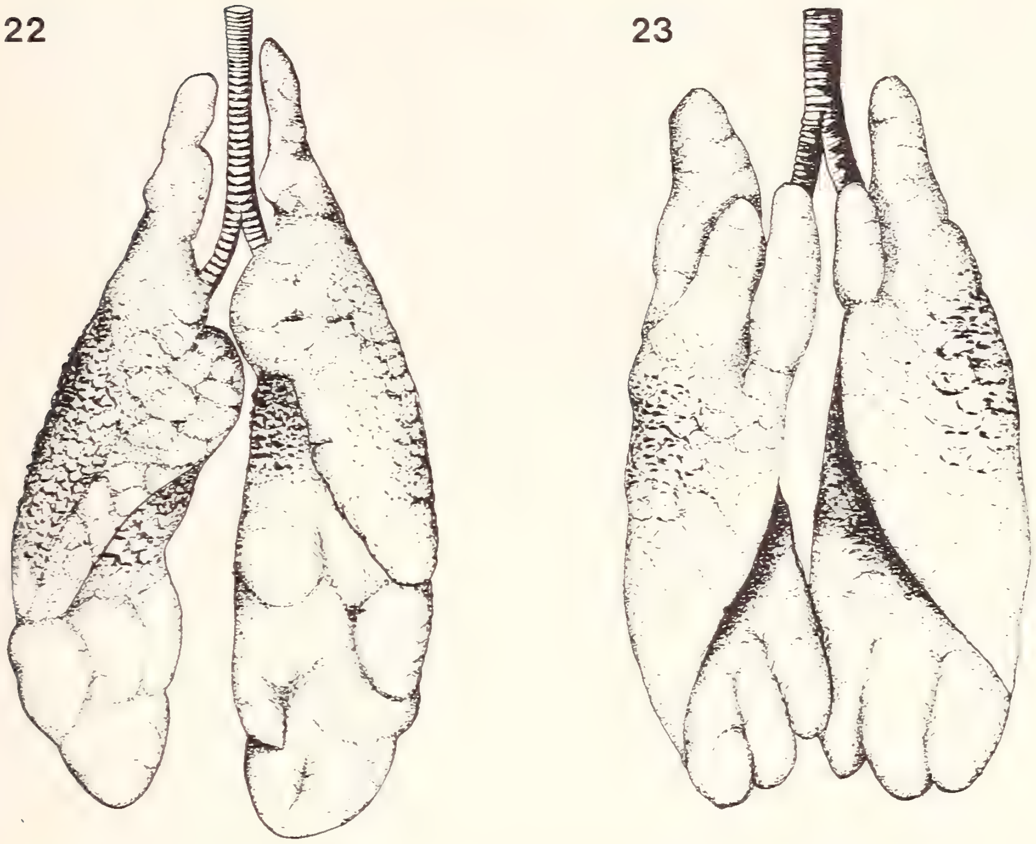


Abb. 22—23: Ventralansichten der Lungen von (22) *Varanus exanthematicus* ssp. (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Ve 211) und (23) *Varanus rudicollis* (ZFMK 26666).

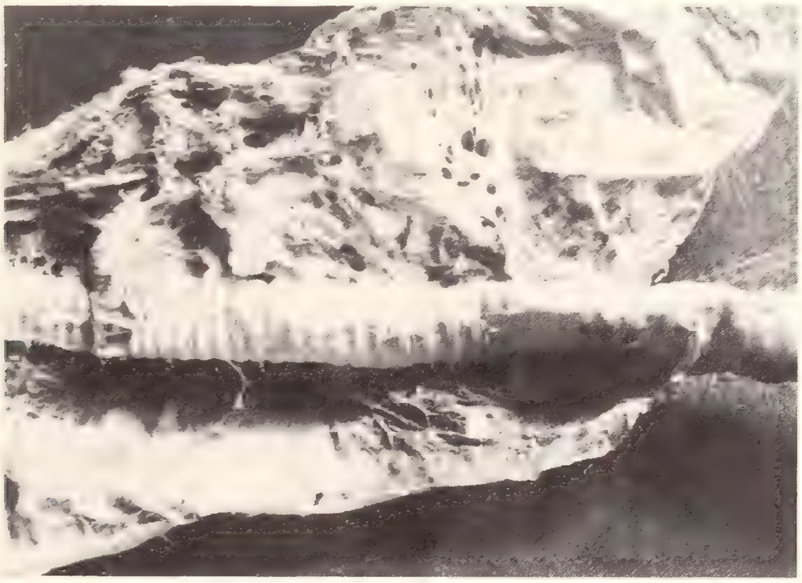


Abb. 24: Eingewachsener Bronchusast in der Lunge von *Varanus rudicollis* (ZFMK 26666). Vor der Abzweigung des geschlossenen Nebenbronchus die angeschnittene Arteria pulmonalis.

Hälfte mit den Spitzen berühren. Etwa ab der Mitte werden die dorsalen Öffnungen zunehmend breiter.

Die Lungenflügel haben äußerlich Ähnlichkeit mit denen von *V. bengalensis*, zwei ventrolateral entspringende Zipfel reichen bis tief in die Axillae, während ein dritter, der der rechten Lunge ventral aufsitzt, in der Medianebene verläuft. In den medianen Zipfel ist der rechte Bronchusast eingewachsen, der linke extrapulmonale Bronchus ist mit der Facies medialis der linken Lunge verwachsen (Abb. 24). Eine ähnliche Verwachsung wurde nur noch bei dem ebenfalls baumbewohnenden *V. prasinus kordensis* gefunden.

Durch die Verwachsung ist die Eintrittsstelle der extrapulmonalen Bronchi weit nach kranial verlagert, so daß zwischen ihr und der Abgangstelle des Nebenbronchus ein Rohrstück aus etwa 27 Knorpelringen liegt, das jedoch zum extrapulmonalen Bronchus zählt. Der intrapulmonale Nebenbronchus ist ein längerer Tubus, der anfangs aus geschlossenen Knorpelringen, danach aus respiratorischem Gewebe besteht und der schließlich in ein dichtes System aus Kammern höherer Ordnung übergeht, die aus den beiden kranialen Stockwerken stammen. Im Hauptbronchus beginnen die Ostienreihen erst nach neun geschlossenen Knorpelringen. Er bildet nur einen kurzen Kanal, die Ostienreihen und die Hierarchie der Stockwerke lösen sich sehr bald auf und weichen einer lockeren und spongiösen Struktur aus Atmungsgewebe, deren Ordnung nicht mehr ohne weiteres erkennbar ist. Wie bei *prasinus* sind die häutigen Wände der terminalen Kammern auffällig durchlöchert.

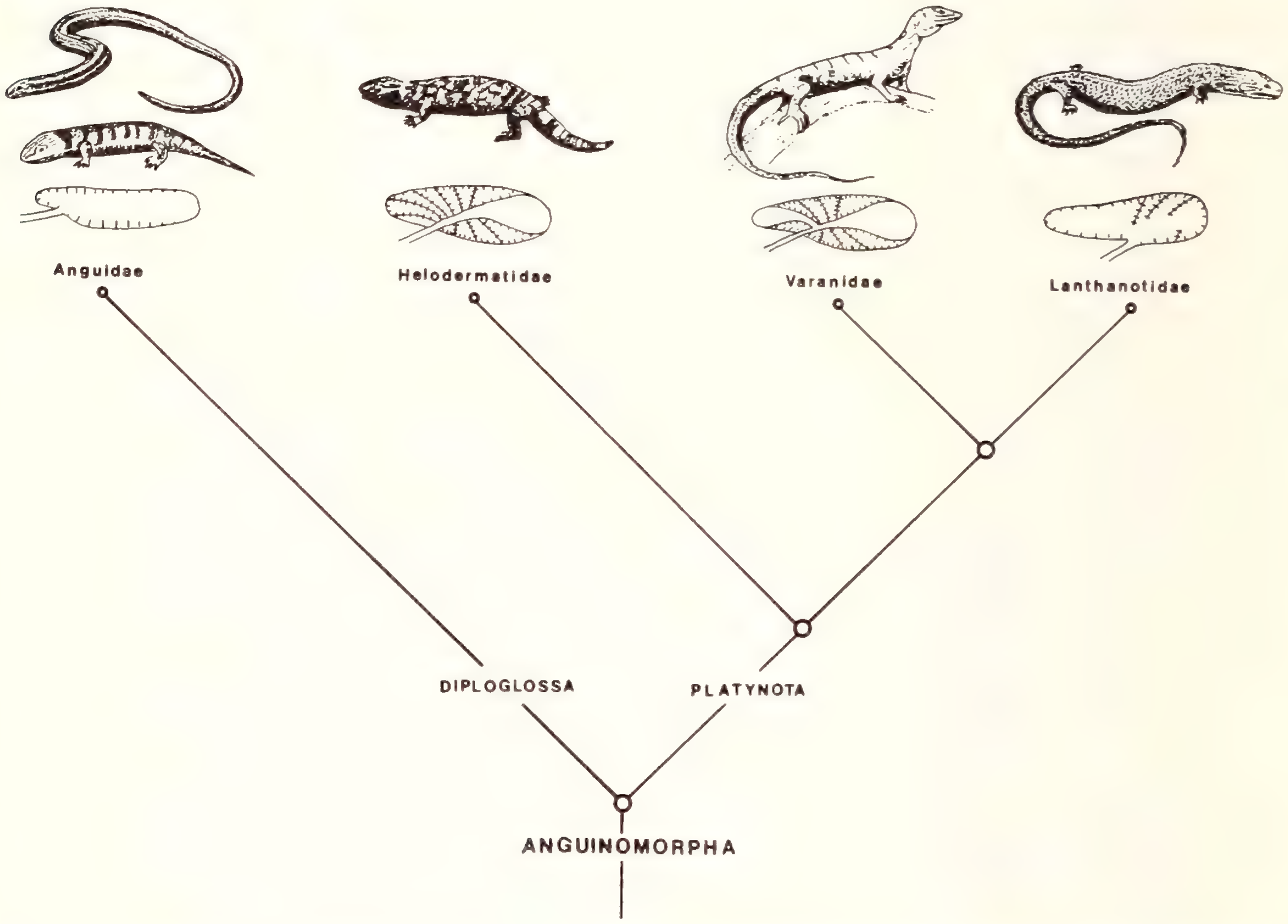


Abb. 25: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft der Anguinomorpha nach McDowell & Bogert (1954), umgezeichnet nach Remane et al. (1976).

Außengruppenvergleich

Die Gruppe der Anguinomorpha hat sich nach Mc Dowell & Bogert (1954) schon sehr früh in zwei Hauptlinien geteilt, die Superfamilien Diploglossa (= Anguinoidea) und Platynota (= Varanoidea) (Abb. 25). Erstere umfaßt die Familie der Schleichen (Anguidae), der Ringelschleichen (Anniellidae) und der Höckerechsen (Xenosauridae). Im Rahmen dieser Arbeit wurden die Lungen von *Diploglossus warreni* (ZFMK 45787), einer vierfüßigen Anguide aus der ursprünlichen Unterfamilie der Diploglossinae, untersucht. Von den Platynotiern wurde *Heloderma horridum* (ZFMK 21540, ZFMK 21538) aus der Familie Helodermatidae untersucht. Ein Taubwaran aus der monotypischen Familie Lanthanotidae stand selbst nicht zur Verfügung, doch konnte einer der Verfasser (S. F. P.) eine Sektionsskizze im British Museum anfertigen (s. u., Abb. 26).

a. Anguidae

Schlanke, ungelappte Lungen, deren kraniale Spitzen den Eintritt des kaum ausgebildeten Bronchus nur wenig überragen. Das Herz hat keinen Descensus vollzogen und sitzt unmittelbar im Hilusbereich in der Halsregion, mit Trachea und Lungen verwachsen. Die Innenstruktur läßt keine Anzeichen einer Septierung erkennen. Hohe und feinverteilte Netzfalten bilden Stränge auf den dorsalen und ventralen Lungenkanten, höhere, von der Lungenwand abgehobene Netzfalten sind sonst nur in der vorderen Lungenhälfte zu finden. Die Lungengefäße treten kranial vom Hilus in die Lungen ein.

b. Helodermatidae

Schlanke, ungelappte Lungen, von denen die rechte erheblich größer ist. Nur die vorderen Hälften sind mit dem Brustraum verwachsen. Das Herz ist nicht so weit nach kaudal gewandert wie bei den Varanidae. Die Trachea teilt sich in Bronchien, die wegen des nicht sehr weit fortgeschrittenen Descensus cordis noch in das vordere Lungenviertel eintreten. Die Innenstruktur ist vielkammrig wie bei *Varanus*, der

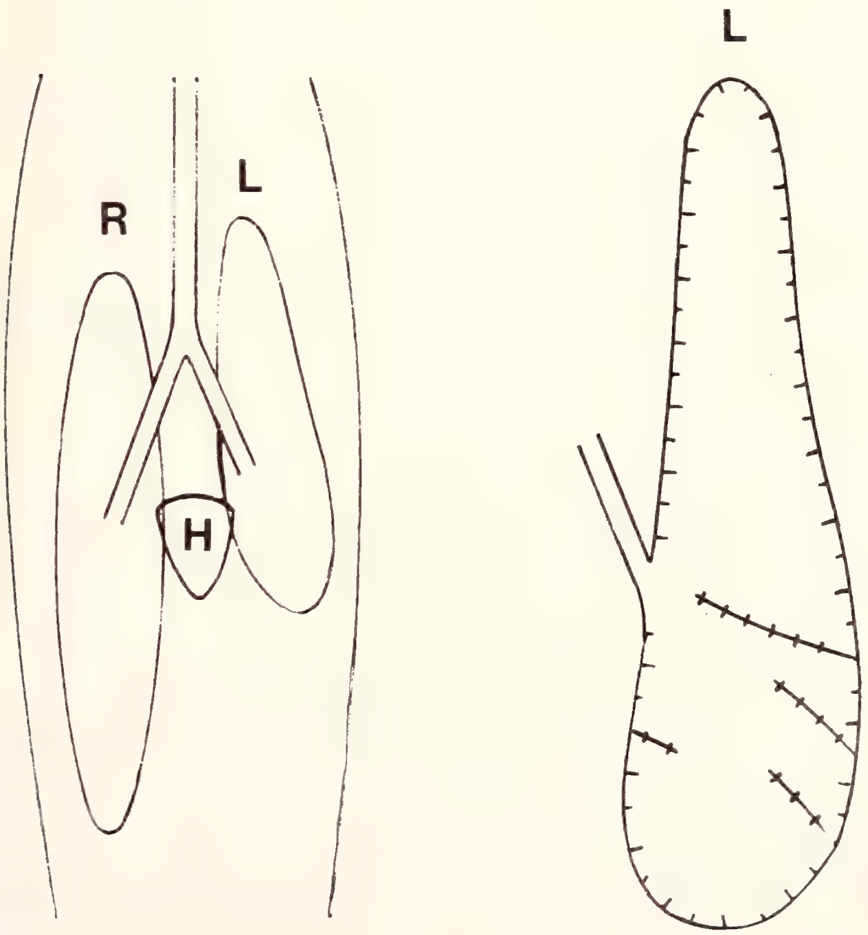


Abb. 26: Skizze der Lunge von *Lanthanotus borneensis*, nach einem Exemplar des British Museum (Nat. Hist.). Links: Topographie von Lunge und Herz in Ventralansicht; rechts: Längsschnitt durch den linken Lungenflügel, von lateral eröffnet. R = rechts; L = links; H = Herz.

Parenchymanteil hoch. Der intrapulmonale Bronchus ist geschlossen, ein Nebenbronchus existiert nicht. Die Pforten der Lungengefäße befinden sich kranial vom Brochialhilus.

c. Lanthanotidae (Abb. 26)
Uns lag die Skizze einer Lunge von *Lanthanotus borneensis* vor. Danach ist auch bei dieser Art die rechte Lunge größer als die linke. Das Herz ist weit nach kaudal gewandert, anscheinend ohne mit einem der Lungenflügel zu verwachsen. Dementsprechend sind die Bronchien lang ausgezogen und setzen tief an. Dorsal ist das Wandparenchym durch eingezogene Septen, die dem Hilus entgegenstreben, vergrößert. Die Topographie von Lungen und Herz erinnert durchaus an die Verhältnisse bei *Heloderma.*

Diskussion

Interpretation der Merkmale

Betrachtet man die Anordnung der einzelnen Datenreihen in Tab. 1, so lassen sich in jeder der Spalten deutliche Merkmalsveränderungen feststellen, aus denen vergleichende Gesichtspunkte zu gewinnen sind, doch scheinen sich auf den ersten Blick die siebzehn Arten einem Vergleich untereinander zu entziehen, weil keine Art über Lungen mit nur ursprünglichen oder ausschließlich abgeleiteten Merkmalen verfügt.

a. Die äußere Form
Kirschfeld (1970) vermutete, daß bestimmte Formenunterschiede eine stammesgeschichtliche Erklärung finden könnten. Sie hielt die stark gelappten Lungen einer Gruppe von Waranen für ein ursprüngliches Merkmal. Auch Klaver (1979) sieht die Chamäleonlungen mit wenigen oder gar keinen Divertikeln als abgeleitet an, im Gegensatz zu Werner (1911), der in ihnen primitive Verhältnisse repräsentiert sah. Allerdings erwägen Klaver (1981) und Klaver & Böhme (1986) auch die zweite Möglichkeit.

Betrachtet man die Ventralansichten der untersuchten Waranlungen, so gerät man trotz aller Unterschiede im Erscheinungsbild in Versuchung, an Hand einzelner Übereinstimmungen Verwandschaftskreise zu konstruieren. Dazu regen die sehr schlanken Lungen aus der *Odatria*-Gruppe an, aber auch die stark gelappten Organe von *V. salvator* und *V. indicus*, die zipfligen Ausziehungen von *V. bengalensis* und den Arten der weiter westlichen Radiation.

Wir wollen uns jedoch zunächst auf die Feststellung beschränken, daß besonders großwüchsige Formen wie *V. salvadorii*, *V. salvator*, *V. varius* und *V. indicus* über ausgeprägt gelappte Lungen verfügen, während die Atmungsapparate der kleinwüchsigen und schlanken Formen der *Odatria*-Gruppe durchweg schlank und ungelappt sind. Auch Klaver (l. c.) machte die Feststellung, daß einfache Lungenformen zumeist in kleinen und mittelgroßen Chamäleons auftreten. Wir schließen aber nicht aus, daß die z. T. sehr eindrucksvollen Dilatationen einiger Arten ein Erbe ausgestorbener riesenwüchsiger Formen sein könnten, soweit sie nicht für ihre Träger, die selbst noch über beträchtliche Abmessungen verfügen, notwendige ventilierende Funktionen erfüllen. Daß es unter den ursprünglichen Waranen auch großwüchsige Arten gibt, deren Lungen kaum oder keine Divertikel aufweisen, mag dies bestätigen. Wir gehen ferner davon aus, daß die bis in die Axillae von *V. bengalensis* und *V. rudicollis* reichenden Zipfel oder der mediane Zipfel auf der rechten Lunge der Arten, die sich nach Westen ausgebreitet haben, abgeleitet, also taxonomisch relevant sind.

b. Bronchialhilus und kranialer Lungenteil

Durch die stammesgeschichtlich weit zurückliegende Hilusverlagerung nach kaudal (Duncker 1978) erfuhr der Abschnitt zwischen Hilus und Polus cranialis eine bemerkenswerte Vergrößerung, die sich für die Belüftung jedoch als nachteilig erwiesen haben mag. So ist gut vorstellbar, daß mit der Ausbildung des intrapulmonalen Nebenbronchus die Ventilation des lang ausgezogenen Apex wesentlich verbessert werden konnte.

Tab. 1 Spalte 1 macht deutlich, daß sich die Abstände zwischen Hilus und Polus cranialis von Art zu Art verändern. Ordnet man die Reihe nach den Ergebnissen der Spalte 2 und rechnet alle Lungenmaße auf eine Einheitslänge um, den Impressio costalis der 1. Rippe am Schultergürtel als Referenzpunkt auf eine Ebene setzend, wird deutlich, daß der Bronchialhilus innerhalb der untersuchten Arten gegen die Höhe der 1. Rippe zurückwandert (Abb. 27). Während der Abstand zwischen Hilus und Apexspitze bei *V. salvadorii* noch 43 % der Gesamtlänge der Lunge ausmacht, beträgt er bei *V. exanthematicus* nur noch gut 20 %. Dies läßt sich zunächst nur mit dem Hinweis auf eine allgemeine Tendenz dieser Organe zur Vereinfachung beantworten. Das kann durchaus eine sinnvolle Anpassung an veränderte Stoffwechselraten sein, die bei den riesenwüchsigen Formen aus dem Pleistozän Australiens größer gewesen sein könnten.

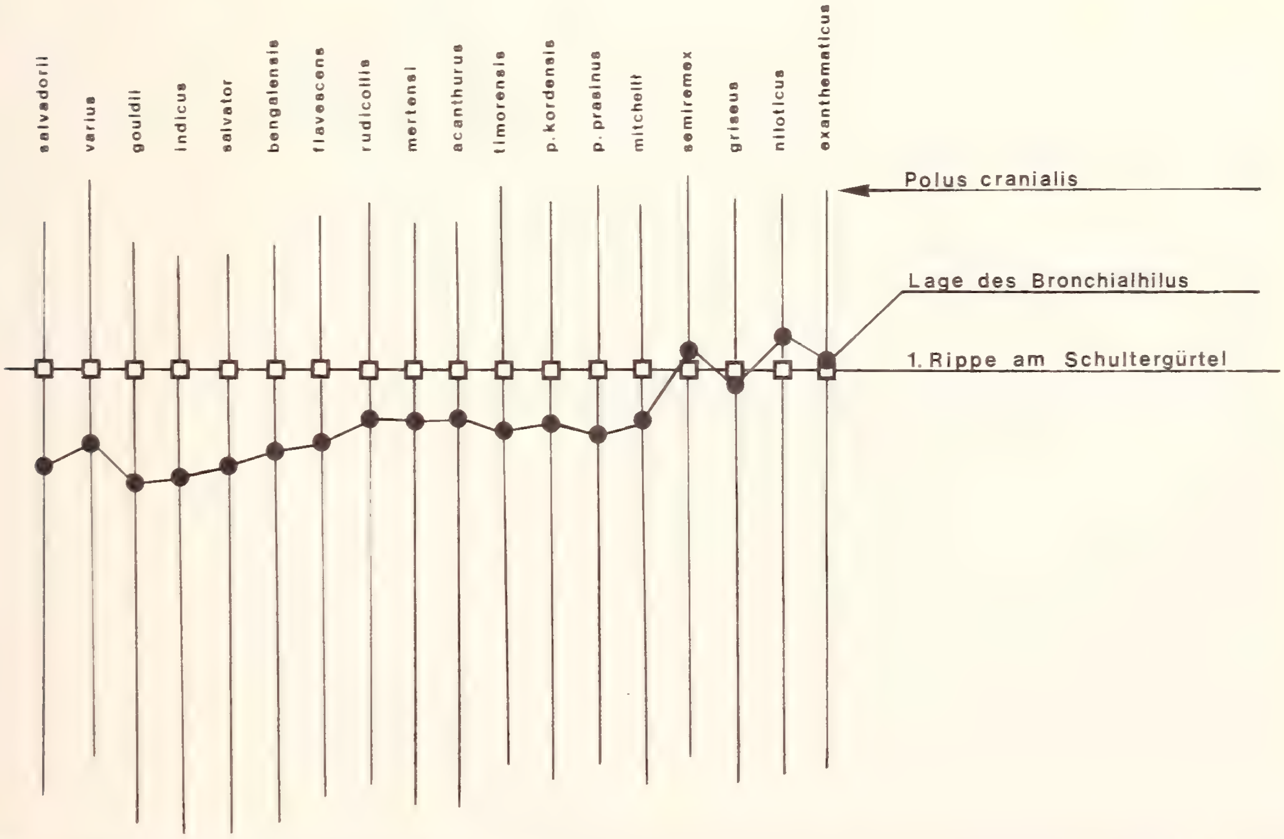


Abb. 27: Stammesgeschichtlich jüngere Rückwanderung des Bronchialhilus nach kranial. Näheres s. Text.

Waranlungen beanspruchen durch ihre besondere Bauweise eine extrem niedrige dehnend-elastische Atmungsarbeit und stellen deshalb ein low-work-System dar (Perry 1983), das ähnlich wie das Luftsacksystem der Vögel allein durch costales Beatmen ausreichend ventiliert wird und für Tiere gebaut ist, die höhere Stoffwechselraten für längere Zeit beibehalten. Man kann deshalb vermuten, daß die ausgestorbenen Warane als große Carnivoren mit zwangsläufig großen home-ranges auch Körperleistungen vollbracht haben, die größerer Stoffwechselraten bedurften.

c. Stützgewebe aus Knorpel

Die Knorpelringe der Trachea und der extrapulmonalen Bronchi bilden ein regelmäßiges Knorpelskelett. Die Form der Ringe ist artabhängig, sie können breit oder schmal sein, dicht aufeinanderfolgen oder breite membranöse Abstände bilden. Im Bereich der dorsalen Verwachsung mit dem Oesophagus reicht die Form der Ringenden von lanzettlich-spitz über stumpf-abgerundet bis spitz gegabelt, je nach Art tritt die eine oder andere Form oder eine bestimmte Kombination vorzugsweise auf. Verwandte Arten zeigen in Ausbildung und Form der Knorpelringe deutliche Übereinstimmungen.

Parallel zur Rückwanderung des Bronchialhilus nach kranial verringert sich die Anzahl der Knorpelringe und verkürzt sich der extrapulmonale Bronchus, und zwar über das Maß der Hilusrückwanderung hinaus (Abb. 28). Nimmt man die Lage des Hilus als Referenzpunkt (bei umgerechnet einheitlichen Lungenmaßen) und setzt darüber die Längen des kranialen Lungenteils in der Folge der absteigenden Reihe, so entsteht eine gute Vergleichsmöglichkeit mit den abnehmenden Längen der Bronchi. Die Abhängigkeit zwischen beiden Reduktionsvorgängen ist offensichtlich.

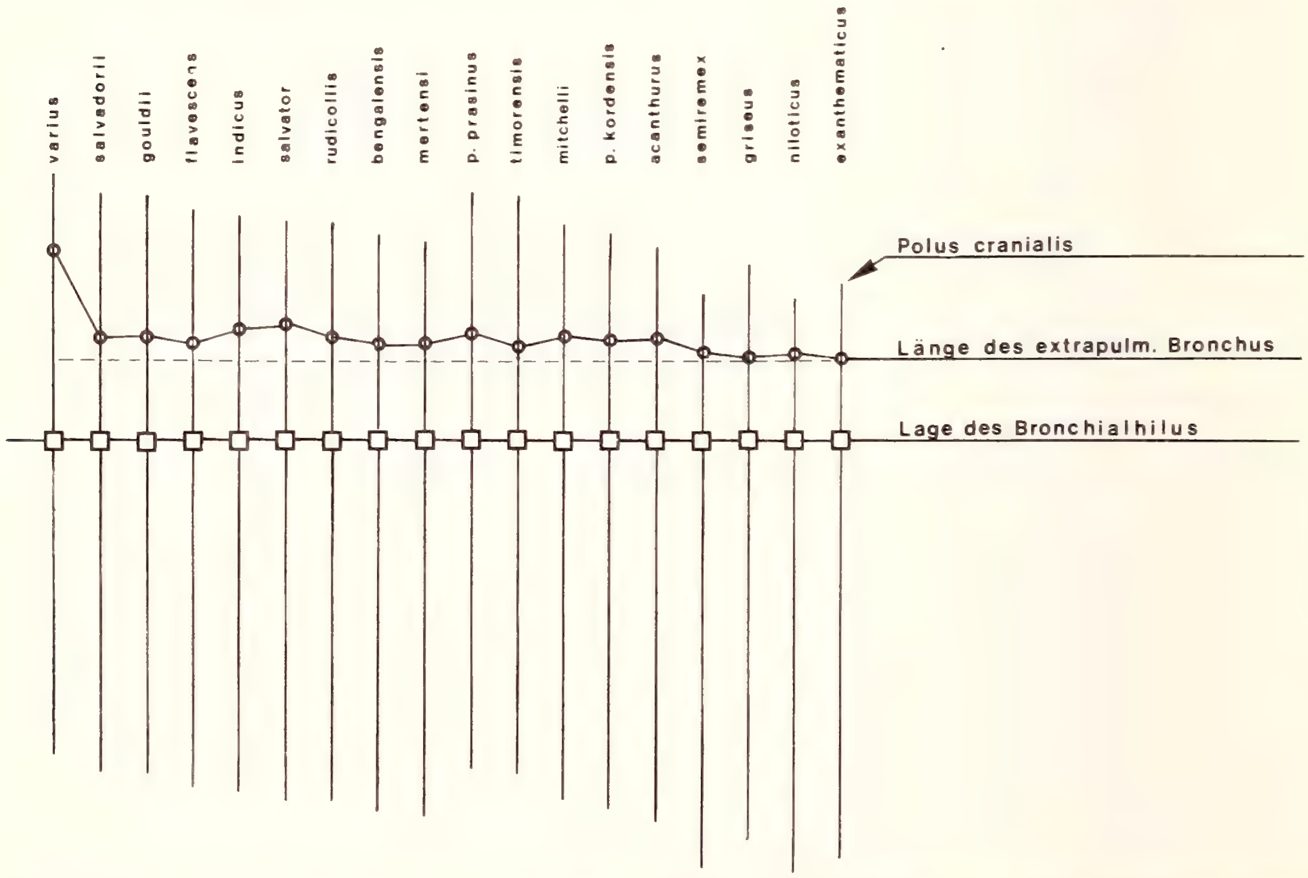


Abb. 28: Verkürzung des extrapulmonalen Bronchus im Verhältnis zur Hilusrückwanderung. Näheres s. Text.

Rückbildungen bei Knorpelgeweben mit Stützfunktion in sonst leicht kollabierenden intrapulmonalen Luftgängen stellte Gräper (1931) bei Schildkrötenlungen fest. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen sich auch in Waranlungen. In Tab. 1 Spalte 6 ist die abnehmende Reihe der Stützknorpel im intrapulmonalen Bronchus dargestellt und zwar alle ohne Anfärbung sichtbaren Ringe, die zweifelsfrei an der Ausformung des inneren Luftrohres beteiligt sind. Abb. 29 macht deutlich, daß die Anzahl der Knorpelringe des intra- (ohne kranialen Ast) und extrapulmonalen Bronchus in einem bestimmten Verhältnis zueinander abnimmt, bei der überwiegenden Zahl der Arten schwankt es zwischen 1 : 1,58 und 1 : 1,77, bei *V. griseus* weicht es mit 1 : 1,18 und bei *V. salvadorii* mit 1 : 1,10 erheblich ab. Vorausgesetzt, die ursächlichen Bedingungen für die Knorpelbildung wären, wie bei der Ausbildung und Anordnung von Knochen, vom Auftreten bestimmter Zug- und Druckkräfte abhängig, so bedeutet dies, daß Stützknorpel bei weiterer Komplizierung um- oder abgebaut werden, sobald die Funktion und die Stabilität dies erlauben. Wir vermögen nicht abschließend zu beurteilen, ob eine hohe Anzahl Knorpelringe im intrapulmonalen Bronchus ein ursprüngliches Merkmal ist (*Heloderma* 34, *V. salvadorii* 48, *V. griseus* 17), da die Lungen einiger vermutlich wenig fortgeschrittener Arten noch unbekannt sind, halten dies aber für wahrscheinlich. Dagegen scheint uns der allseitig geschlossene innere Bronchus von *V. salvadorii* und *V. varius*, der auch bei *Heloderma* auftritt, ein ursprüngliches Merkmal zu sein.

Während die Knorpelringe der äußeren Luftwege eindeutig zählbar sind (Tab. 1. Spalt. 5 + 6), ist dies bei den inneren Luftwegen nicht der Fall. Dort werden gegen Ende der Knorpelaussteifungen die Halbringe plötzlich kleiner und gehen in Knor-

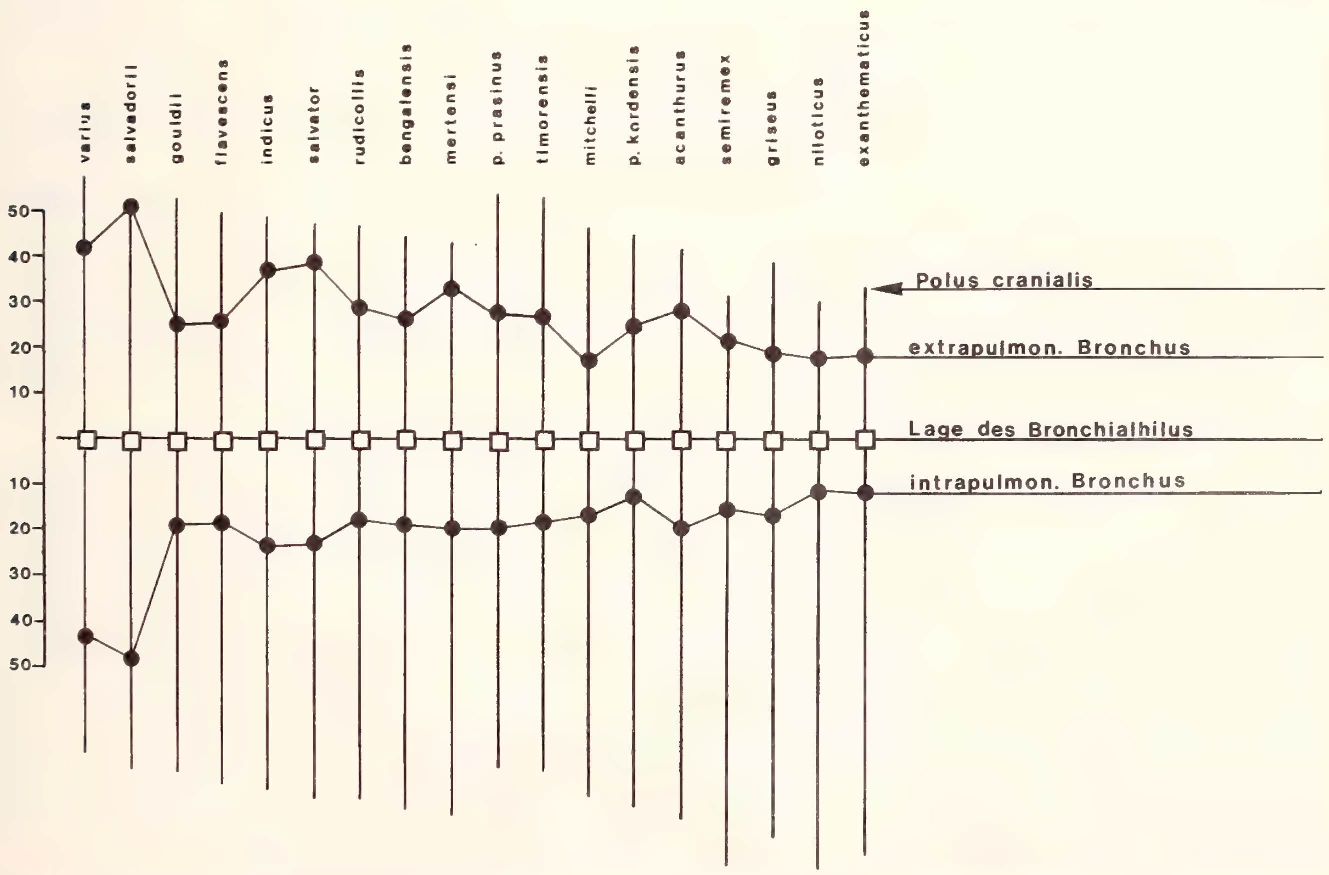


Abb. 29: Abnehmende Anzahl der Knorpelringe im extra- und intrapulmonalen Bronchus im Verhältnis zueinander. Näheres s. Text.

pelplaques über, die nicht mehr gezählt wurden. Den Übergang zu den Plaques bilden zumeist 1—2 kleinere Spangen, die die dorsolaterale Rinne noch mit ausformen und im Zweifelsfalle mit hinzuzuzählen sind (Tab. 1, Spalt. 7 + 8).

Die Verwachsungen der Bronchi bei *V. rudicollis* und *V. prasinus kordensis* lassen an Übereinstimmungen der Lebens- und Ernährungsweisen denken. Von *V. rudicollis* berichtet Mertens (1942), daß er sich hauptsächlich von baumbewohnenden Arthropoden ernähre. Da der Schlund kaum große Brocken zu bewältigen hat, kann die Lunge in dem Maße, wie der Nahrungstransport diese gestattet (der Oesophagus steigt zwischen den Bronchienästen in die Leibeshöhle ab), ihrer Tendenz folgen, sich an ihre Umgebung anzuheften. D. h., daß der Bronchus in die Facies einwachsen kann, weil wesentliche Verschiebungen gegeneinander durch den Nahrungstransport nicht mehr stattfinden.

Auffällig sind die von Art zu Art wechselnden Querschnittweiten der Tracheen und Bronchi, die sich voraussichtlich mit der Beibehaltung günstiger laminarer Strömungsverhältnisse erklären lassen. Dies wäre auch von der Leistungsfähigkeit des low-work-Systems her verständlich, denn turbulente Strömungen erfordern einen viel größeren Energieaufwand. Grob-überschlägige Berechnungen haben dies bestätigt, verwendbare Daten liegen indes noch nicht vor, weil sich aus den vorhandenen Präparaten, der genannten Schwierigkeiten wegen, keine nativen Atemzugvolumen errechnen lassen. Wir schließen nicht aus, daß sich annehmbare Korrekturfaktoren ermitteln lassen, wenn die Daten wenigstens einiger frischtoter Lungen zur Verfügung stehen.

d. Stockwerke

In seiner Schemazeichnung hat Milani (1984) deutlich gemacht, daß sich das Prinzip des Stockwerks auch im Bereich des Nebenbronchus wiederfindet (Abb. 2), im Gegensatz zu Kirschfeld (1970), die sämtliche vor dem Bronchialhilus gelegenen Luftkammern einem einzigen Stockwerk zuordnete.

Wir wollen uns zunächst auf die Feststellung beschränken, daß besonders großwüchsige Formen mehr kraniale Stockwerke besitzen, insbesondere dann, wenn der Lungenabschnitt vor dem Bronchialhilus sehr groß ist. Die kleinwüchsigen *Odatria*-Arten bestätigen dies insofern, als sie ihre zumeist großen kranialen Lungenabschnitte mit nur einem Stockwerk, zumeist mit einer überdimensional großen Endkammer ausfüllen.

Der Längsschnitt Milanis (l. c.) vermittelt den Eindruck, daß die einzelnen Kammern unter Bildung solider Wände vorstoßen und Blindsäcke bilden, die nur über den intrapulmonalen Bronchus Verbindung haben. Tatsächlich sind alle Kammerwände sehr dünn und i. d. R. mit zahllosen Kommunikationen versehen, so daß ein Gewirr enger Kammern entsteht, die den Hauptsitz der Respiration darstellen und um so ungeordneter und spongiöser werden, je lockerer das Parenchym angeordnet ist. Diese durchaus komplizierten Verhältnisse lassen sich nur vereinfacht und schematisiert darstellen. Eine Art Rückbau des Kammersystems läßt auf veränderte Stoffwechselraten schließen. Erwartungsgemäß werden solche Anpassungen durch Veränderungen der Diffusionsschranken und der Parenchymoberfläche (die nur an frischtoten Lungen morphometrisch zu bestimmen sind) kompensiert, erst dann „entschließt" sich die Lunge zu Bauplanänderungen.

Die Art der Parenchymdichte und -verteilung steht nach unserer Auffassung in Abhängigkeit zur Lebensweise. Laufaktive Großwarane haben in der Regel sehr dicht gelagertes Atmungsgewebe. Auffallend ist dagegen das sehr locker angeordnete Parenchym der Wasserwarane *V. mertensi*, *V. niloticus* und *V. mitchelli*. Da die Ediculae eine gute Ausnutzungsrate haben, scheint es in erster Linie auf eine wirkungsvolle Umwälzung der Luft während des Tauchvorganges anzukommen. Nach Cowles (1930) kann *V. niloticus* länger als eine Stunde ohne Unterbrechung unter Wasser bleiben. Lockeres, sehr durchlässiges Parenchym besitzen auch die länger tauchenden Wasserschildkröten *Emys* und *Chelydra* (Perry unpubl.).

e. Lage der Blutgefäße

Bei ursprünglichen Arten sitzen die ventralen Ein- und Austrittstellen der großen Blutgefäße dicht am Bronchialhilus. Vermutlich behielten sie aus Stabilitätsgründen ihre enge Nachbarschaft auch dann bei, als dieser seine Lage weit nach kaudal veränderte. Ihre ursprüngliche Lage an der Lungenoberfläche haben die großen Lungengefäße im Laufe der Stammesgeschichte aufgegeben und sind über longitudinale Septen bis in Bronchusnähe eingewandert (Kirschfeld 1970). Denkbar wäre, daß in Organen mit heterogen verteiltem Parenchym und infolgedessen großen Volumenänderungen in den Bereichen der ventrolateralen Kammern die Gefäße die Tendenz zeigen, aus statischen Gründen die Zonen der größten Compliance zu verlassen und in volumenkonstantere Bereiche einzuwandern. Dies würde erklären, daß die Gefäßpforten die stammesgeschichtliche Rückwanderung des Bronchialhilus nach kranial nicht mehr unmittelbar nachvollziehen und die Abstände größer werden können.

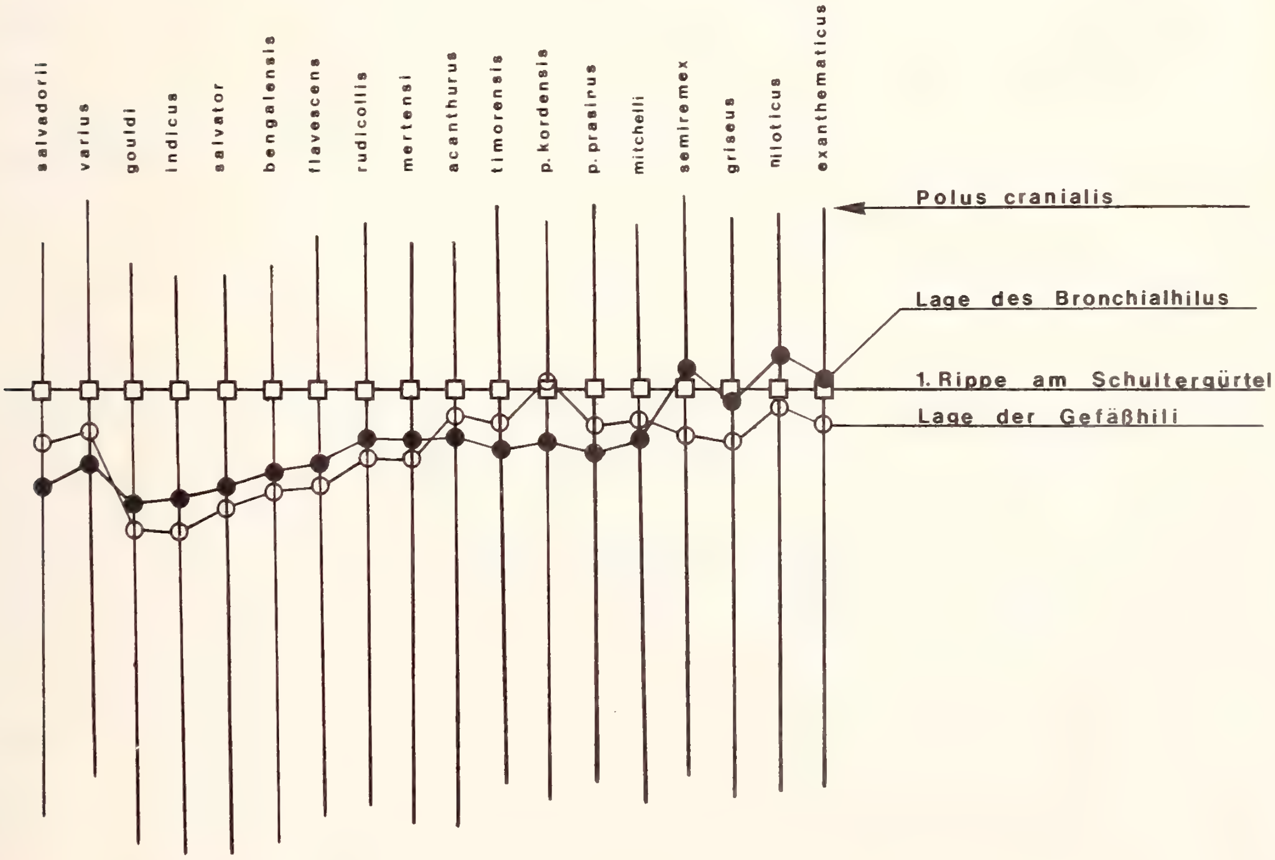


Abb. 30: Lage der Gefäßhili im Verhältnis zum Bronchialhilus. Näheres s. Text.

Bei einigen, offenbar ursprünglicheren Arten aus der Notogaea (Australien und Neuguinea) ist die kranial vom Lungenhilus gelegene Ein- und Austrittstelle der Lungengefäße eine auffällige Besonderheit. Der Außengruppenvergleich hat uns in der Annahme, daß sich die großen Blutgefäße in der Waranlunge offenbar recht konservativ verhalten, zu der Auffassung verholfen, daß die Lage der Gefäßpforten vor dem Hilus ein ursprüngliches Merkmal ist (Abb. 30).

f. Kommunikationen in Septen

In den Lungen einiger Warane treten in den häutigen Septen der distalen Kammern kreisrunde Löcher unterschiedlicher Größe auf, die es der Atemluft ermöglichen, von den distalen Kammern direkt zum respiratorischen Teil der Lunge ohne Umwege über den Bronchus zu gelangen. Wolf (1933) verglich sie mit den Saccobronchien der Vogellunge. Kirschfeld (1970) sah in ihnen keinen notwendigen Bestandteil des Luftwegesystems, sondern den möglichen Beginn von Reduktionen aus solchen Septen, die für die Stabilität der Lungen keine oder nur eine geringe Rolle spielen. Unsere Befunde vermögen einen solchen Septenumbau nicht zu bestätigen, zumal es sich gerade um solche Kammerwände handelt, die in den Bereichen mit der größten Compliance eine wichtige statische Bedeutung haben. Immer sind solche Löcher von Strängen aus glatter Muskulatur eingerahmt, was auf besondere Zugspannungen hinweist. Wir denken deshalb an eine spezielle Art der Luftführung, ohne uns den Wolfschen Vergleichen mit der Vogellunge anzuschließen.

Systematisch-phylogenetische Aspekte

Die von Mertens (1942, 1958, 1959, 1962) begründete und noch heute akzeptierte Klassifikation der Warane in eine Gattung mit 10 Untergattungen basierte ganz überwiegend auf externmorphologischen Merkmalen (Stellung des Nasenlochs, Komprimierung des Schwanzes etc.), die daher adaptiver Selektion durchaus unterliegen dürften. Sein Konzept sowie die davon abweichenden moderneren Befunde von King & King (1975) an Chromosomen, von Holmes & al. (1975) an Enzymen, von Branch (1982) und Böhme (1988) an Hemipenes sowie von Gaulke (1988) am Verhaltensinventar sind in diesen Quellen in extenso dargestellt worden, so daß hier eine kurze Zusammenfassung genügt. Es zeigte sich, daß zwar die kleinwüchsigen Warane der *Odatria*-Gruppe eine natürliche Verwandtschaftseinheit bilden, plus *V. mitchelli*, der trotz seines komprimierten Schwanzes eine echte *Odatria* ist, und minus *V. prasinus*, dessen Affinitäten bei Großwaranen liegen; es zeigte sich jedoch umgekehrt, daß die Sammelgruppe *Varanus* s. str. (Mertens 1942, 1963) ein paraphyletisches Gebilde diverser Evolutionslinien ist, deren Beziehungen teils aus dieser Gruppe herausweisen (*V. indicus*, *V. salvator*). Umgekehrt erwiesen sich einige der Mertensschen (l. c.) mono- oder oligotypischen Subgenera (*Empagusia*, *Indovaranus*, *Tectovaranus*, *Dendrovaranus*, *Polydaedalus*) als invalid oder aber falsch umgrenzt. Jüngst demonstrierten darüber hinaus Pregill & al. (1986) erneut die Monophylie der Varanoidea, bewerteten aber die Varanidae als den Taubwaran einschließend (Lanthanotinae), maßen also den eigentlichen Waranen nur Unterfamilienrang zu (Varaninae).

Was kann nun die Lungenmorphologie zu diesen Fragen aussagen? Wie im Abschnitt „Außengruppenvergleich" dargestellt, ist die Lunge von *Lanthanotus* zweifellos ursprünglicher als die von *Heloderma* (vgl. Abb. 25, 26), so daß die engere Ver-

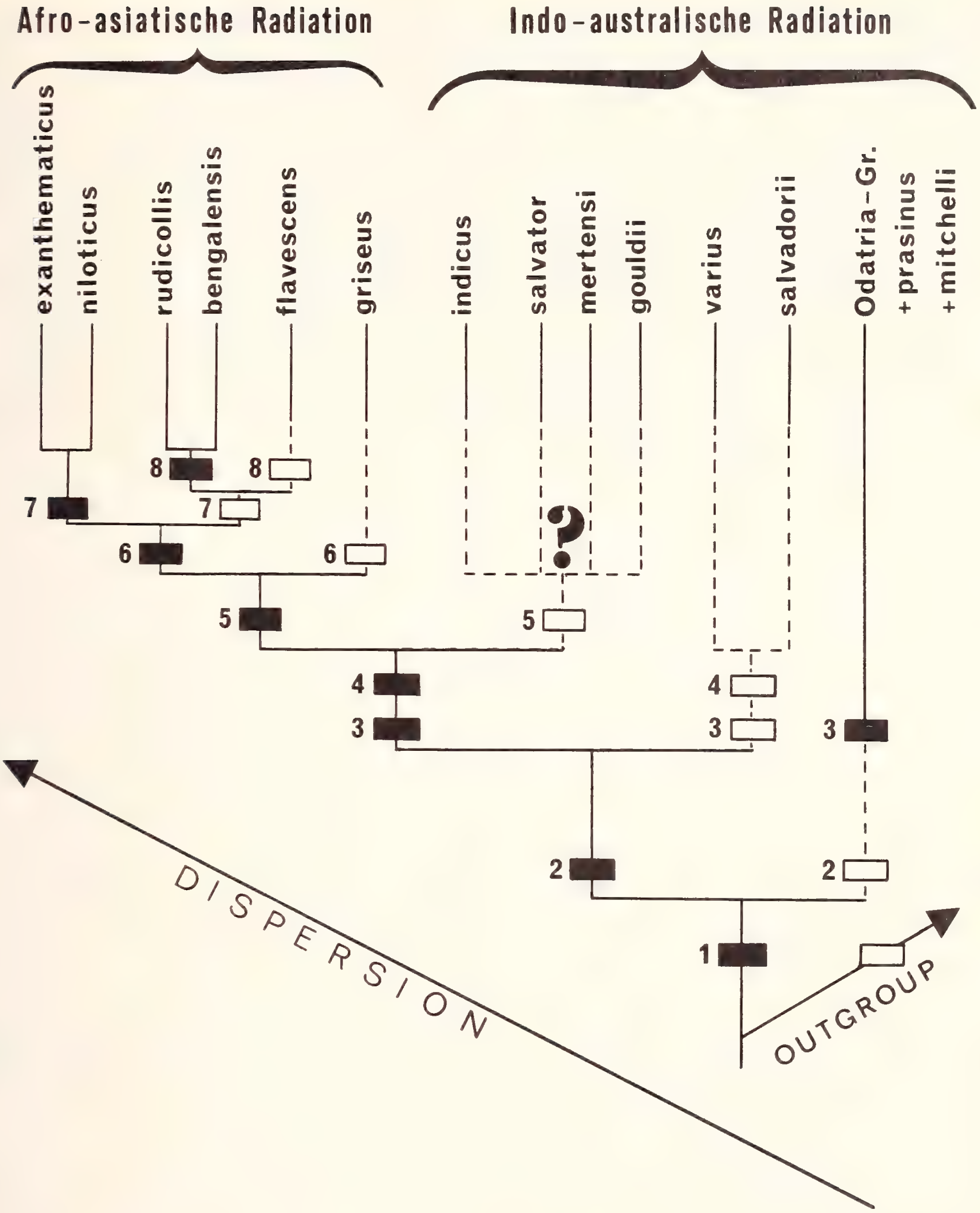

Afro-asiatische Radiation
Indo-australische Radiation
exanthematicus
niloticus
rudicollis
bengalensis
flavescens
griseus
indicus
salvator
mertensi
gouldii
varius
salvadorii
Odatria-Gr.
+prasinus
+mitchelli
8
8
7
7
6
6
5
5
?
4
3
4
3
3
2
2
1
DISPERSION
OUTGROUP

Abb. 31: Kladogramm der phylogenetischen Beziehungen der Warane, konstruiert nach den untersuchten Lungenmerkmalen. Offene Rechtecke: Plesiomorphien, schwarze Rechtecke: Aut- oder Synapomorphien.
1: mehrkammrige Lunge mit kranialem Nebenbronchus; 2: gelappte Lungen; 3: intrapulmonaler Bronchus geöffnet; 4: Gefäßhili kaudal von Bronchialhilus; 5: medianer Zipfel auf der rechten Lunge; 6: Enden der trachealen Knorpelringe lanzettlich zugespitzt; 7: Enden der trachealen Knorpelringe gegabelt; 8: zusätzlich je ein bis in die Axilla reichender Lungenzipfel auf den Margines ventro-laterales.

knüpfung *Varanus/Lanthanotus* versus *Heloderma*, gar als gemeinsame Familie, von uns nicht unterstützt werden kann. Auch die Zeiträume der Fossilgeschichte sprechen gegen solch ein Konzept. Die nur den Waranen zukommende Ausbildung eines kranialen Nebenbronchus in der mehrkammrigen Lunge bleibt in jedem Fall als eindrucksvolle, in der bisherigen Literatur nicht gewürdigte Synapomorphie der Gruppe (hier Varanidae ohne *Lanthanotus*, im Unterschied zu Pregill & al. l. c.) festzuhalten (Ziffer 1 in Abb. 31).

Übrigens stellt sich beim Vergleich der Waran- mit der paucicameralen *Lanthanotus*-Lunge die Frage nach der Bauplantransformation. Sehr wahrscheinlich ist die erste Ansatzstelle für die Bildung des intrapulmonalen Luftrohres die dorsolateral entspringende Trennwand, die das Lungenvolumen in einen pars cranialis und einen pars caudalis unterteilt. Nennenswerte Septen, die dem Hilus entgegenwachsen, entsendet nur die dorsolaterale Wand. Die mit fortschreitender Komplizierung einsetzende ventrale Septierung müßte durch bronchifugales Wachstum erfolgt sein. Dies würde die Vorstellung Kirschfelds (1970) von der abgeleiteten zentrifugalen Komplizierung im Ventralbereich und der ursprünglichen bronchipetalen Septenbildung im Dorsalbereich verifizieren.

Im Vergleich zu anderen Waranlungen sind die Organe der untersuchten *Odatria*-Arten durchweg schlank und ungelappt (Ziffer 2 in Abb. 31). Die ventralen Ein- und Austrittstellen der Lungengefäße liegen kranial vom Bronchialhilus, also wie dies auch bei *V. salvadorii* und *V. varius* der Fall ist. Da auch der Außengruppenvergleich die Topographie der Gefäßpforten entsprechend darstellt, erweist sich *Odatria* auch lungenmorphologisch als sehr ursprüngliche Gruppierung, in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von King & King (1975), Holmes & al. (1975) und Böhme (1988). Ein schwer deutbares Ergebnis ist der subspezifische Unterschied in der Einwachsung des Bronchus innerhalb der Art *V. prasinus* (vgl. die einzelnen Beschreibungen sowie Abb. 13—15). Der Unterschied könnte adaptiver Natur sein (vgl. die Verhältnisse bei *V. rudicollis*), müßte dann aber auf eine verschieden starke arboreale Spezialisierung beider Formen hindeuten. Im Unterschied zu den Befunden von Böhme (l. c.) läßt sich *V. prasinus* lungenmorphologisch nicht gut von *Odatria* absetzen.

In Übereinstimmung mit den anderen Bearbeitern (vgl. Böhme l. c.) stellt sich dagegen die Merkmalsbewertung bei *V. V. mitchelli* dar. Er besitzt eine typische *Odatria*-Lunge (Abb. 9), die Form der trachealen Knorpelringe zeigt die größte Übereinstimmung mit *V. semiremex*. Der offene intrapulmonale Bronchus läßt für *Odatria* auch hier eine synapomorphe Kennzeichnung zu (Ziffer 3 in Abb. 31).

Die bereits als plesiomorph gedeuteten Übereinstimmungen zwischen *V. salvadorii* und *V. varius* (vollständig geschlossener intrapulmonaler Bronchus) erhärten sich durch den Außengruppenvergleich (*Heloderma*). Die Form der bei beiden zahlreichen Knorpelringe zeigt jedoch, daß untereinander keine näheren Beziehungen bestehen, sondern daß *V. varius* näher zur *V. gouldii*-Gruppe rückt. Doch fehlen hier die Daten zur Lungenmorphologie von *V. giganteus* und *V. spenceri*, aber auch die von *V. komodoensis*, bevor präzisere Aussagen gemacht werden können. Die isolierte Stellung von *V. salvadorii* (vgl. Böhme 1988) widerlegt sich jedenfalls lungenmorphologisch nicht.

Auch *V. gouldii* ist in seinen Lungenmerkmalen ursprünglich. Der Abstand zwischen Hilus und Apexspitze ist besonders groß, und die extrapulmonalen Bronchien sind lang ausgezogen. Der zur selben Artengruppe zählende aquatische *V. mertensi* entspricht dem, darüber hinaus auch in der Form der trachealen Knorpelringe (Ziffer 7 in Abb. 31). Unsere Befunde bestätigen die Hypothese von King & King (1975) sowie Holmes & al. (1975) einer Ableitung der *V. gouldii*-Gruppe aus *Odatria* nicht.

Die Übereinstimmungen im Lungenbau (äußere Form, Verlauf des intrapulmonalen Hauptbronchus, tracheale Knorpelringe) zwischen *V. salvator* und *V. indicus* stehen im Widerspruch zu Böhmes (1988) Ergebnis, daß *V. salvator* genitalmorphologisch hoch abgeleitet und isoliert, *V. indicus* dagegen mit *V. prasinus* synapomorph verbunden ist. Die Interpretation der Lungenmerkmale (adaptiv, plesiomorph?) ist hier weniger sicher, so daß eine Bewertung zunächst zurückgestellt wird.

Günstigere Interpretationsmöglichkeiten ergeben sich bei den Arten der „afro-asiatischen Radiation" sensu Böhme (1988). Eine Gemeinsamkeit aller Arten ist ein medianer Zipfel auf der rechten Lunge (Ziffer 5 in Abb. 31), eine hochwichtige Synapomorphie, die die Monophylie dieser Westgruppe erstmals tatsächlich belegen kann (vgl. Kladogramm bei Böhme l. c.)! *V. bengalensis* und *V. rudicollis* besitzen jeweils zusätzliche Zipfel auf den Margines ventro-laterales, die sich in situ bis tief in die Axillae fortsetzen (Ziffer 9 in Abb. 31). Die Form der trachealen Knorpelringe liefert auch bei diesen Waranen weitere Hinweise auf monophyletische Artenbündel (Ziffern 6 und 8 auf Abb. 31).

Aus dem nur auf den hier untersuchten Lungenmerkmalen basierenden Kladogramm (Abb. 31) ist ersichtlich, welche Gruppen als monophyletisch deutbar sind, und wo fehlende Synapomorphien den Monophyliebeleg bislang verweigern. Insgesamt ergibt sich jedoch auch hier bereits ein Bild, das durch die zeitliche Staffelung einer indo-australischen und einer afro-asiatischen Radiation zoogeographisch plausibel, daher als Test für andere Kladogramme geeignet ist, die auf anderen Merkmalsgruppen basieren.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken wir Herrn Drs. C. J. J. Klaver, Groningen, für die Ausführung der Graphik Abb. 31 Frau U. Bott (ZFMK Bonn).

Zusammenfassung

Die Lungenmorphologie von 17 Waranarten aus 8 von 10 Untergattungen (sensu Mertens 1963) wird beschrieben. Trotz einer grundlegenden Bauplanübereinstimmung konnten in den Lungen der untersuchten Arten spezifische Merkmale gefunden werden, speziell in der äußeren Form oder in unterschiedlichen Reduktionsgraden der Septen und der Knorpelringe der intrapulmonalen Bronchen, auch in den Eintrittstellen der Blutgefäße, und Luftwege und der Lage der Hili. Die gefundenen Merkmale wurden hinsichtlich ihrer funktionellen Signifikanz und ihres systematisch-phylogenetischen Aussagewertes diskutiert. Die Merkmalspolarität wurde durch einen zusätzlichen Außengruppenvergleich bestimmt. Ein auf Lungenmerkmale gegründetes hypothetisches Kladogramm für die Varanidae wird konstruiert.

Literatur

Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. — Bonn. zool. Monogr. 27: 1—176.

Branch, W. R. (1982): Hemipeneal morphology of platynotan lizards. — J. Herpetol. 16: 16—38.

Cowles, R. B. (1930): The life history of *Varanus niloticus* (Linnaeus) as observed in Natal, South Africa. — J. entom. Zool. 22: 1—31.

Duncker, H. (1978): Funktionsmorphologie des Atemapparats und Coelomgliederung bei Reptilien, Vögeln und Säugern. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1978: 99—132.

Gräper, L. (1931): Zur vergleichenden Anatomie der Schildkrötenlunge. — Morphol. Jahrb. 68: 325—374.

Gaulke, M. (1988): Zur Biologie des Bindenwaranes, unter Berücksichtigung der paläogeographischen Verbreitung und der phylogenetischen Entwicklung der Varanidae. — Diss. Univ. Kiel, 242 S.

Holmes, R. S., M. King & D. King (1975): Phenetic relationships among varanid lizards based upon comparative electrophoretic data and karyotypic analyses. — Biochem. Syst. Ecol. 3: 257—262.

King, M. & D. King (1975): Chromosomal evolution in the lizard genus *Varanus* (Reptilia). — Aus. J. Biol. Sci. 28: 89—108.

Kirschfeld, U. (1970): Eine Bauplananalyse der Waranlunge. — Zool. Beitr. NF 16: 401—440.

Klaver, C. J. J. (1973): Lung anatomy: aid in chameleon taxonomy. — Beaufortia 20: 155—177.

— (1977): Comparative lung morphology in the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768 (Sauria: Chamaeleonidae) with a discussion of taxonomic and zoogeographic implications. — Beaufortia 25: 167—199.

— (1979): A review of *Brookesia* systematics with special reference to lung morphology (Reptilia: Sauria: Chamaeleonidae). — Bonn. zool. Beitr. 30: 162—175.

— (1981): Lung-morphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. — Z. zool. Syst. Evolutionsf. 19: 36—58.

— & W. Böhme (1986): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. — Bonn. Zool. Monogr. 22: 1—64.

McDowell, S. B. & C. M. Bogert (1954): The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of anguinomorphan lizards. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 105: 1—142.

Meckel, J. F. (1818): Über das Respirationssystem der Reptilien. — Deutsch. Arch. Physiol. 4: 61—89.

Mertens, R. (1942): Die Familie der Warane. — Abh. senck. naturf. Ges. 462: 1—116, 465: 117—234, 466: 235—391.

— (1958): Bemerkungen über die Warane Australiens. — Senck. biol. 39: 229—264.

— (1959): Liste der Warane Asiens und der Indo-australischen Inselwelt mit systematischen Bemerkungen. — Senck. biol. 40: 221—240.

— (1962): *Papusaurus*, eine neue Untergattung von *Varanus*. — Senck. biol. 43: 331—333.

— (1963): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Helodermatidae, Varanidae, Lanthanotidae. — Das Tierreich 79: 1—26.

Milani, A. (1894): Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. I. Lacertilia. — Zool. Jahrb. Anat. 7: 545—593.

Moser, F. (1902): Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlungen (Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger). — Arch. mikrosk. Anat. 60: 587—668.

Perry, S. F. (1983): Reptilian lungs, functional anatomy and evolution. — Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol. 79: 1—81.

— & H. R. Duncker (1980): Interrelationship of static mechanical factors and anatomical structure in lung evolution. — J. comp. Physiol. B 138: 321—334.

Pregill, G. K., J. A. Gauthier & H. W. Greene (1986): The evolution of helodermatid squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea. — Trans. San Diego Soc. nat. Hist. 21: 167—202.

Remak, F. (1855): Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. — Berlin.

Remane, A., V. Storch & U. Welsch (1976): Systematische Zoologie. Stämme des Tierreichs. — Stuttgart (G. Fischer).

Werner, F. (1911): Beiträge zur Anatomie einiger seltenerer Reptilien mit besonderer Berücksichtigung der Atmungsorgane. — Arb. zool. Inst. Univ. Wien 19: 373—424.

Wolf, S. (1933): Zur Kenntnis von Bau und Funktion der Reptilienlunge. — Zool. Jahrb. Anat. 57: 139—190.

Dipl.-Biol. Hans-Otto Becker, Bröckerskamp 18, 4513 Belm; Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1; Prof. Dr. Steven F. Perry, Universität Oldenburg, Fachbereich 7 (Biologie), Ammerländer Heerstr. 114—118, 2900 Oldenburg.

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 40 | H. 1 | S. 57—62 | Bonn, April 1989

Description of *Cheilosia iberica*, new species, from the Iberian peninsula (Diptera, Syrphidae)1)

Mª Angeles Marcos-García & Claus Claussen

Abstract. *Cheilosia iberica* sp. n. is described and figured, based on material from the mountains of northern and central Spain.

Key words. Diptera, Syrphidae, *Cheilosia iberica*, new species, Spain.

Introduction

Cheilosia Meigen, 1822, comprises one of the largest genera of Syrphidae, to judge from the number of species known. It is predominantly Holarctic in its distribution (Hull & Fluke 1950), the greatest number of species (nearly 300) occurring in the Palaearctic region.

In the present text a new species of *Cheilosia* is described, from specimens collected by Ma Angeles Marcos-García in the Cantabrian mountain chain and in the western mountain ranges of the central Spanish system. This increases to nearly 40 the number of *Cheilosia species* known in the Iberian peninsula (Gil Collado 1930, Marcos-García 1985, 1986, 1987).

Results

Cheilosia iberica sp. n.

Type-material: Holotype: ♂, Spain, Cáceres, Pto. El Torno, 4-IV-1981 (UZUS). Paratypes: Spain, Avila, Becedas, 27-IV-1980, 1 ♀ (Allotype, UZUS); Cáceres, Cabezabellosa, 4-IV-1981, 1 ♂ (MG); Cáceres, Pto. El Torno, 4-IV-1981, 1 ♂ & 3 ♀ (MG and CC); Cáceres, San Martîn de Trevejo, 23-V-1980, 1 ♀ (ZFMK); Cáceres, Valverde del Fresno, 19-IV-1981, 2 ♀ (MG and CC); Leon, Murias de Paredes, 1-VI-1988, 2 ♂ (MG).

Remarks: The holotype and the allotype are deposited at the Unit of Zoology, Faculty of Biology, University of Salamanca, Spain (UZUS). Most of the paratypes are preserved in the Marcos-García collections (MG), currently deposited at the Department of Animal Biology and Parasitology, University of Salamanca, Spain, except for a couple in the collections of Claus Claussen (CC) and one female in the collections of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn (ZFMK).

The site locations from which *C. iberica* was collected are as follows:

Locality	Altitude	Mountain range	U. T. M.
Pto. El Torno	950 m	Montes Tras la Sierra	30TTK4546
Becedas	1 200 m	Béjar	30TTK7675
Cabezabellosa	650 m	Montes Tras la Sierra	29TQE5546
San Martín de Trevejo	700 m	Gata	29TPE8754
Valverde del Fresno	950 m	Gata	29TPE8057
Murias de Paredes	1 100 m	Cordillera Cantábrica	29TQH2948

---

1)This work was carried out under the auspices of Investigation Project no PR84-0921-C02-02 subsidized by C.A.I.C.Y.T.

Description: Size: male, body length 14 mm; wing length 12 mm. Female, body length 14 mm; wing length 11 mm.

Male (figs. 1—5).

Head: face black, bare, entirely dusted greyish, except for broad, white-haired ocular margina; facial tubercle broad and blunt, with two small, lateral protuberances; frontal triangle black, undusted, strongly punctured, clothed in long, erect, whitish-yellow hairs and with a longitudinal median furrow; frontal lunule brown; vertical triangle black, with long, erect, yellow hairs; ocellar triangle equilateral; occiput black, entirely dusted, greyish with whitish-yellow, short hairs dorsally and longer, whitish-yellow hairs ventrally; eyes meeting for about two times the length of the frontal triangle; eyes with dense, white hairs; antennal segment 3 oval, dark brownish-black; arista black, approximately 1,7 times as long as the antenna, almost bare, with very short, reclinate hairs.

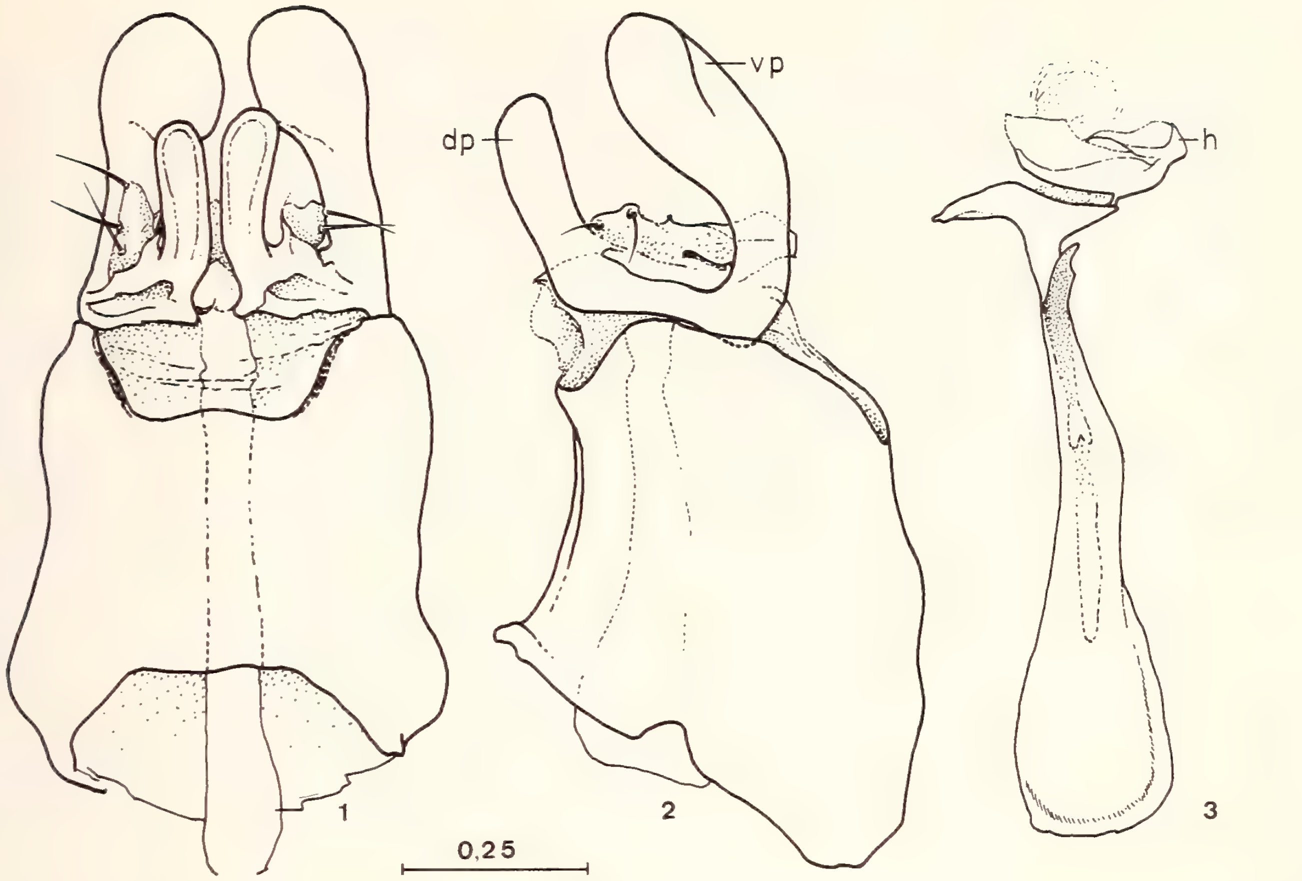
Thorax: mesonotum moderately finely punctured, black, shiny, with a bronze tinge, undusted, with long, yellowish hairs and some black, bristly hairs present on the post-alar calli and on the lateral margins just anterior to the wing-base; humeral cally greyish dusted; scutellum shiny, the same colour as the mesonotum, clothed in long, yellowish hairs as the mesonotum and with some long, black hairs on the posterior margin, these black hairs not thick and bristle-like; pleura blackish-olive, slightly grey-dusted and with long, whitish-yellow hairs; sternopleuron, pteropleuron and posterior part of the mesopleuron continuously pilose; metathoracic spiracle with golden fringe; squama white, with whitish margin and fringe. Wing: slightly brownish, with brown veins; stigma yellowish-brown; membrane entirely covered in microtrichia. Legs: mainly black, with yellow hairs; coxae black, grey-dusted and dull, entirely whitish-grey haired; femora black, with orange-brown distal end; front femur with long, black hairs posteriorly; middle femur with yellow hairs, that are longer ventrally; hind femur with short, yellow hairs and ventrally with some short, spinose, black hairs; front and hind tibiae black, with the basal half of the length orange-brown and the distal end orange-brown, yellow haired; tarsi black dorsally and orange-brown ventrally; tarsi of front and middle legs black haired; tarsi of hind legs with black hairs dorsally and pale hairs ventrally.

Abdomen: tergites black, shining but lightly dusted on the disc, entirely or almost entirely orange haired (some short, black, adpressed hairs toward the mid-line along tergites III and IV); sternites black, entirely dusted greyish and pale yellowish-haired.

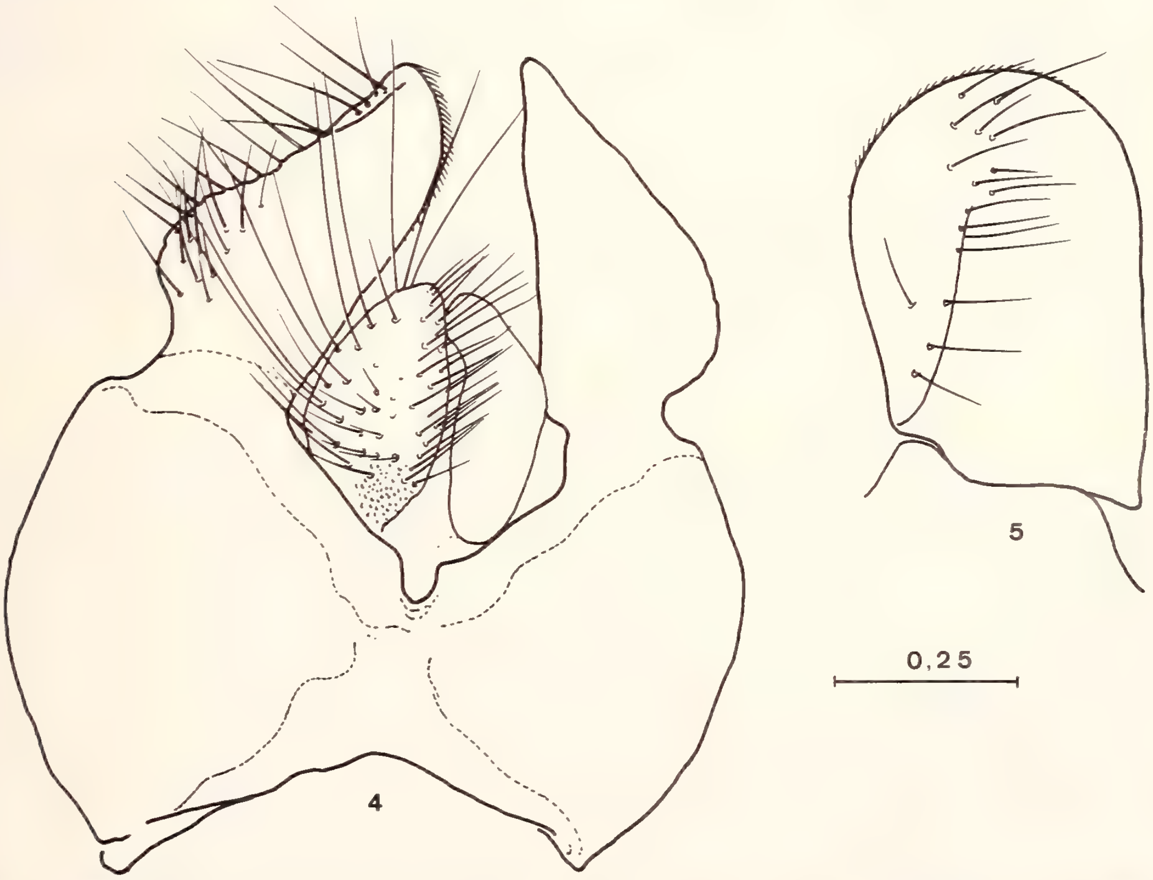
Terminalia: cercus rounded, slightly projecting, pale haired; surstylus short and broad, less than 1,5 times as long as broad, with distinct lateral carina; superior lobes with ventro-apical prong (vp in fig. 2) elongate, rounded and broader apically; dorso-apical prong (dp in fig. 2) slightly shorter and narrower, also apically rounded; between the ventro-apical prong and the dorso-apical prong a weakly sclerotised projection carrying a group of bristly hairs; aedeagal apodeme elongate, broader at basal extreme; aedeagus with basal portion short, elongate dorso-ventrally, distal portion of aedeagus also elongate dorso-ventrally, with a latero-apical hook (h in fig. 3).

Female (fig. 6).

Similar to the male except for normal sexual dimorphism and the following



Figs. 1—3: *Cheilosia iberica* sp. n. (paratype: Pto. El Torno), male genitalia. — 1) Hypandrium, dorsal view. 2) Hypandrium, right lateral view, vp = ventro-apical prong, dp = dorso-apical prong of superior lobe. 3) Aedeagus and associated structures, right lateral view, h = latero-apical hook. Scale in mm.



Figs. 4—5: *Cheilosia iberica* sp. n. (paratype: Pto. El Torno), male genitalia. — 4) 9th tergum and associated structures, dorsal view. 5) Surstyle, right lateral view. Scale in mm.

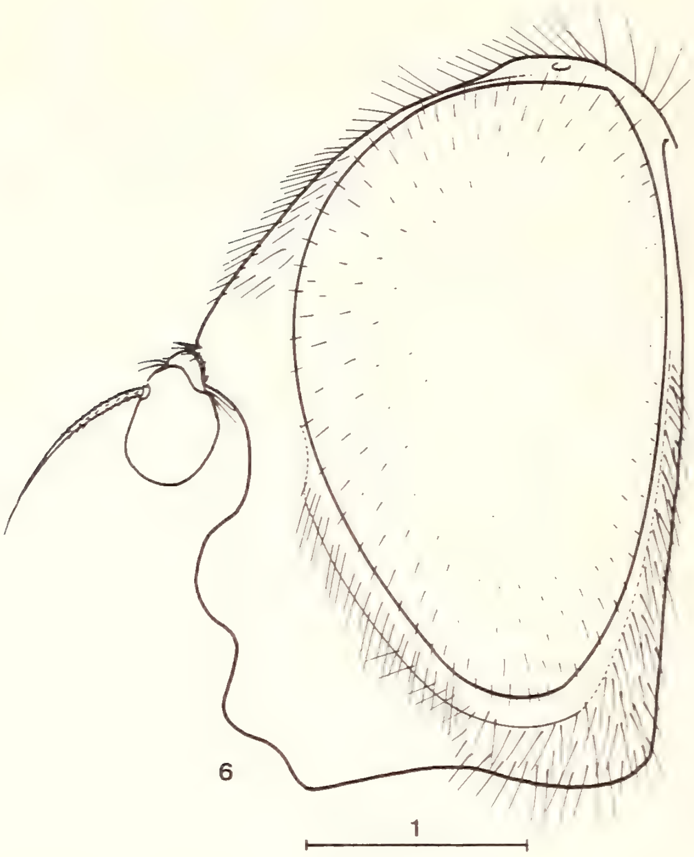


Fig. 6: *Cheilosia iberica* sp. n. (paratype: Valverde del Fresno), head of female, lateral view. Scale in mm.

characteristics: pile shorter, hardly visible on the antennal arista; frons at level of antennal insertion 3,5 times as wide as the third antennal segment, black, entirely dull, greyish dusted, clothed in short, reclinate whitish-grey hairs, with a shallow, longitudinal furrow laterally and a very shallow median furrow; facial tubercle rounded, without lateral protuberances; third antennal segment more angular and paler-coloured than in the male; post-alar calli brown; mesonotal hairs short, reclinate; scutellum without black hairs on posterior margin; abdomen with short, adpressed hairs, except for a pair of patches of long, yellowish-grey hairs laterally on each tergite, on tergites II, III and IV.

Biological data

Specimens were caught flying between 8.45 a. m. and 17.30 p. m., at altitudes between 650 and 1200 m above sea level, where the influence of the Atlantic is considerable and the dominant tree is oak (*Quercus*). The plants visited by *C. iberica* are as follows:

Doronicum plantagineum L.	2 ♂	and	2 ♀
Halymium alyssoides (Lam.) C. Koch			3 ♀
Stellaria media (L.) Vill.	1 ♂		
Chaerophyllum hirsutum L.	2 ♂		

During 1980—81, when most of the specimens of *C. iberica* were collected, a systematic study of Syrphidae was carried out in these localities which involved site visits each month. From this is may be inferred that the period of maximum flight activity for *C. iberica* is early spring (April in this region).

Discussion

Cheilosia iberica can be consigned to “group D” of Sack (1928—1932). But this can be difficult to decide upon, because the posterior margin of the scutellum carries only weak black hairs in the male and no black bristles in the female. Using Sack’s (1928—1932) keys the male of *C. iberica* partly keys out to *C. strigillata* Becker, 1894, but differs significantly in size, shape of third antennal segment, facial profile (with facial tubercle broad and blunt in *C. iberica*, noselike elongated in *C. strigillata* — vide Becker 1894, Pl. XVI, fig. 68) and other features given in the description. The female of *C. iberica* keys to *C. gerstaeckeri* Becker, 1894, but differs in having the mesonotal pile strongly reclinate (erect in *C. gerstaeckeri*) and the base of the hind tibia broadly yellow (narrowly brownish in *C. gerstaeckeri*). The female holotype of *C. gerstaeckeri* cannot be found in the ZMHU collections (H. Schumann, pers. comm.).

In its general morphology (eyes white-haired, sternopleuron continuously pilose, venter grey-dusted) *C. iberica* most resembles a group of European *Cheilosia* species near to *C. proxima* (Zetterstedt, 1843), but the male terminalia of *C. iberica* differ strikingly from those of the “*proxima*-group” species in bearing a group of distinct bristles on the superior lobe (figs. 1 and 2).

Acknowledgements

We are indebted to Dr. H. Schumann, Zoologisches Museum, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (ZMHU) for his kind information on the type of *Cheilosia gerstaeckeri* Becker. We also thank Dr. M. C. D. Speight, Forest and Wildlife Service, Bray, Co. Wicklow, for helpful comments on the manuscript and the revision of the English language of the text.

Zusammenfassung

Cheilosia iberica sp. n. wird nach Tieren aus den Gebirgen Nord- und Zentralspaniens beschrieben.

References

Becker, T. (1894): Revision der Gattung *Chilosia* Meigen. — N. Acta Acad. Leop. 62 (3): 199—524, pls. XI—XXIII.

Gil Collado, J. (1930): Monografía de los sîrfidos de España. — Trab. Mus. nac. Cienc. nat. (Zool.) 54: 1—376.

Hull, F. M. & C. L. Fluke, Jr. (1950): The genus *Cheilosia* Meigen (Diptera, Syrphidae). The subgenera *Cheilosia* and *Hiatomyia*. — Bull. am. Mus. nat. Hist. 94 (6): 299—402.

Marcos-García, Ma A. (1985): Contribución al conocimiento de la sirfidofauna del Pirineo del Alto Aragón I (Diptera, Syrphidae. — Bolm. Soc. port. Ent. (1): 511—520.

— (1986): Los Syrphidae (Diptera) de las sierras occidentales del Sistema Central español. Subfamilias: Chrysotoxinae, Sphegininae, Chilosiinae, Pelecocerinae, Volucellinae y Cinxinae. — Bol. Asoc. esp. Ent. 10: 159—180.

— (1987): Sobre la presencia de *Cheilosia paralobi* Malski, 1962 y *C. latifacies* Loew, 1857 en la Peninsula Ibérica (Diptera, Syrphidae). — Anal. Biol. 11 (Biol. anim., 3): 99—101.

Sack, P. (1928—1932): Syrphidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der paläarktischen Region IV (6), 3 + 451 pp., 18 pls. Schweizerbart, Stuttgart.

Dra. Mª Angeles Marcos-Garciá, Departamento de Biología Animal y Parasitología, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, 37071-Salamanca, Spain. — Claus Claussen, Twedter Holz 12, D-2390 Flensburg, West Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 1	S. 63—67	Bonn, April 1989

Gnathia wolffi n. sp., a coral-reef inhabiting isopod from Kenya, with a key to the *Gnathia ferox* complex (Cymothoidea: Gnathiidae)

Hans-Georg Müller

Abstract. *Gnathia wolffi* n. sp. is described. It was found on a coral reef near Tiwi, about 35 km south of Mombasa, Kenya. Its affinities to other species of the genus are discussed and a key to the members of the *Gnathia ferox* complex is given.

Key words. *Gnathia wolffi*, Isopoda, Kenya, new description.

Introduction

Among a small collection of Gnathiidae submitted for identification to the author by the Zoological Museum Copenhagen there was a single specimen of *Gnathia* Leach, 1813 from Kenya clearly representing an undescribed species. Its description and discussion is the purpose of this note.

Systematic Account

Gnathia Leach, 1813

Gnathia wolffi n. sp.

Holotype: ♂, Zoological Museum, Copenhagen. Coral reef near Tiwi, about 35 km south of Mombasa, Kenya; 25 June 1970, T. Wolff coll.

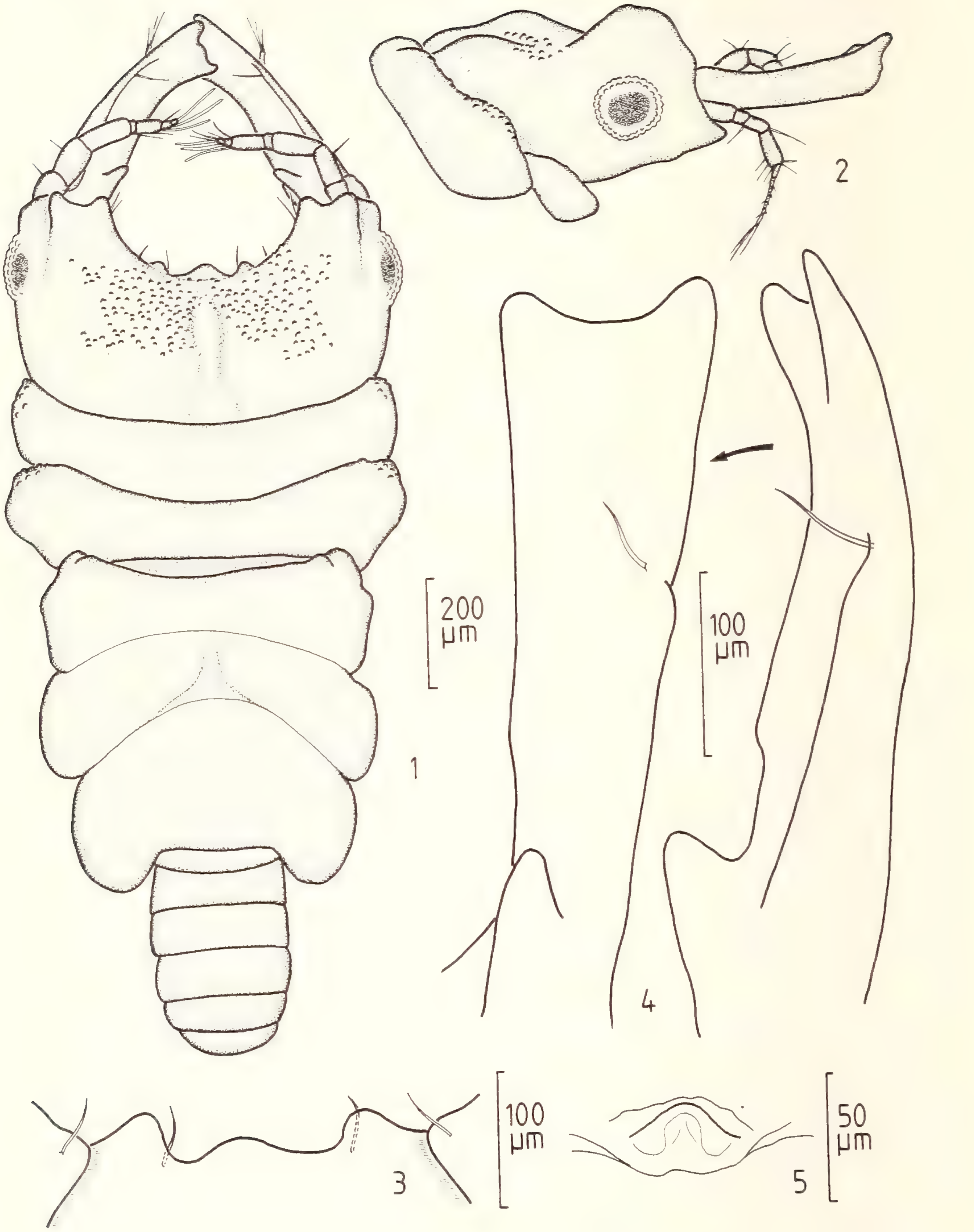
Diagnosis: *Gnathia wolffi* n. sp. is characterized through the presence of three shallow processes on the frontal, deeply excavated medial margin of the head and the narrow, anterolaterally directed lobe of the mandibles.

Description: Length about 1.6 mm (front margin of head to distal margin of fifth pleonite; pleon distally down-curved!), maximum width (across pereonite 3) 0.74 mm.

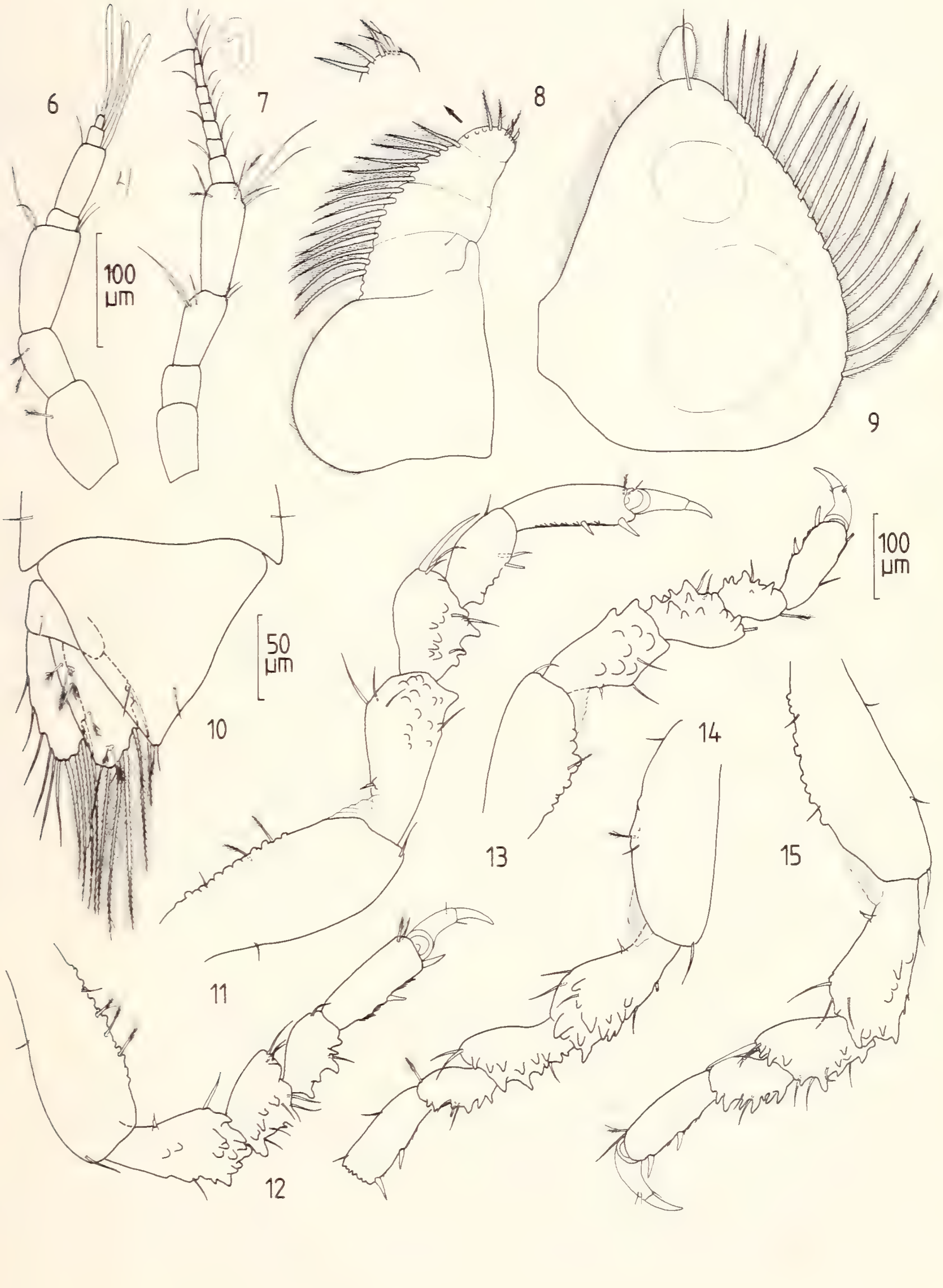
Cephalon with minute tubercles on anterior medial surface; head about 1.7 times wider than long, frontal margin deeply excavated, medially with three shallow projections; inner base of smaller frontolateral projections with short simple setae; cephalon also with a pronounced ridge above each eye and a shallower ridge medially. Pereonite 1 not visitable in dorsal view, pereonites 2 and 3 anterolaterally with some small tubercles; pereonite 6 longest; pereonite 7 very short, hidden beneath posterior margin of pereonite 6; pereonites 2—6 without setae. Pleon down-curved with pleonites subequal in length.

Telson triangular, slightly wider than long, lateral margins sinuous; terminal setae of telson simple, very short.

Antenna 1 with 3 peduncle articles; flagellum of 4 articles, second, third and fourth with aesthetascs. Antenna 2, peduncle with 4 articles, fourth article longest,


2
200 µm
100 µm
1
4
100 µm
3
50 µm
5

Figs. 1—5. *Gnathia wolffi* n. sp., ♂ holotype: 1, dorsal view; 2, head, pereonites 1 and 2 in lateral view; 3, frontal margin of head, ventral view; 4, mandible, viewed from different angles; 5, penis.


6
7
8
9
100 µm
10
50 µm
11
12
13
14
15
100 µm

Figs. 6—15. *Gnathia wolffi* n. sp., ♂ holotype: 6, antenna 1; 7, antenna 2; 8, maxilliped; 9, pylopod; 10, tail fan; 11, pereopod 1; 12, pereopod 2; 13, pereopod 3; 14, pereopod 4; 15, pereopod 5.

second shortest, first and third subequal in length; flagellum of 7 articles. Mandible robust, apically shovel-like broadened, with narrow, anterolaterally directed inner lobe and simple seta at inner dorsal margin. Maxilliped of 5 articles; basal article largest, 4 distal articles at outer margin bearing finely fringed setae; terminal article moreover with 3 short, simple setae apically. Pylopod of 3 articles; broad basal article bearing finely fringed setae at convex medial margin and a short, simple seta apically; penultimate article oval, terminal one minute.

Pereopods 1—5 as figured, relatively short and robust, with strong lateral and ventral teeth on carpus, merus and ischium, in particular; basis dorsally with shallowly rounded tubercles.

Penis very small, broader than long.

Uropodal exopod narrower than but subequal in length to endopod; dorsal surface of endopod wirh 7 feathered sensory setae; both rami of uropods bearing elongate, partly fringed setae.

Etymology: The species is named after Dr. Torben Wolff, Zoological Museum, Copenhagen, who collected the new isopod.

Remarks: *Gnathia wolffi* n. sp. shows affinities to three other species, all from the Indo-Pacific Ocean.

The *Gnathia ferox* complex

A group of sibling species appears to be arranged around *Gnathia ferox* (Haswell, 1884). The interrelationships between these species seem to be clear, however, although all the species included here are known from single or few specimens only.

The following species belong to this *ferox* complex which are similar in general habitus:

Gnathia ferox (Haswell, 1884) from Australia, *Gnathia insolita* Stebbing, 1906 from Ceylon, *Gnathia rangifer* (Monod, 1926) from Malaysia (see Monod 1926 and Holdich & Harrison 1980), and *Gnathia wolffi* n. sp. All these species are characterized in having the mandibles elongate, robust and distally shovel-like broadened. All, except *G. insolita*, have the frontal margin of the head deeply excavated. The species named above can be distinguished as follows:

Key to the species of the *Gnathia ferox* complex

1. Frontal margin of head deeply excavated, at least ⅙ of cephalon length 2
1. Frontal margin of head slightly excavated, less than ⅙ of cephalon length .... *Gnathia insolita* Stebbing, 1906
2. Frontal margin of head without or with one shallow medial projection only 3
2. Frontal margin of head with 3 shallow medial projections ...... *Gnathia wolffi* n. sp.
3. Frontal margin of head with 1 shallow medial projection .... *Gnathia ferox* (Haswell, 1884)
3. Frontal margin of head without medial projections ... *Gnathia rangifer* (Monod, 1926)

Acknowledgements

I am very grateful to Dr. Torben Wolff of the Copenhagen Zoological Museum for making the material available to me and for helpful comments. Mrs. Terry McLearly kindly revised the English text.

Zusammenfassung

Gnathia wolffi n. sp. wird beschrieben. Fundort ist ein Korallenriff in der Nähe von Tiwi, ca. 35 km südl. von Mombasa, Kenia. Die Beziehungen der Art innerhalb der Gattung werden diskutiert und ein Schlüssel zur Bestimmung der Arten des *Gnathia ferox*-Komplexes gegeben.

References

Monod, Th. (1926): Les Gnathiidae, essai monographique (morphologie, biologie, systématique). — Mém. Soc. Sci. nat. Maroc, 13: 1—667, 1 pl.

Holdich, D. M. & K. Harrison (1980): The crustacean isopod genus *Gnathia* Leach from Queensland waters with descriptions of nine new species. — Aus. J. Mar. Fresh. Res., 31: 215—240.

Dipl.-Biol. Hans-Georg Müller, Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität, Heinrich-Buff-Ring 29, D-6300 Giessen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 1	S. 69—71	Bonn, April 1989

Buchbesprechungen

Boessneck, J. (1988): *Die Tierwelt des Alten Ägypten.* 197 S. sowie 252 Abb. und 1 Karte (nicht paginiert). Verlag C. H. Beck, München.

Neben Knochenfunden aus archäologischen Grabungen geben Mumien und reiche bildliche Darstellungen Auskunft über die Tierwelt im Alten Ägypten, vorausgesetzt, der Bearbeiter ist sich bei Skelettresten der vielfältigen Möglichkeiten, aber auch der Grenzen der Bestimmung und Wartung bewußt und berücksichtigt bei der Deutung von Bildern und Plastiken in gleicher Weise die erkennbaren und darstellbaren Merkmale wie Verfremdungen, die im Zusammenhang mit kultischer und kultureller Bedeutung der Abbildungen stehen. Der Verfasser hat die Tierreste zahlreicher Grabungen untersucht, bestimmt und bewertet und durch systematische Vergleiche für die Klärung vieler Fragen überhaupt erst die Voraussetzung geschaffen. Als Beispiel sei nur eine Serie von Examensarbeiten in seinem Institut genannt, die der osteologischen Unterscheidung der europäischen Enten- und Hühnervögel dienten. Seit den fünfziger Jahren hat er in zahlreichen Publikationen über Tiere im Alten Ägypten geschrieben und zuletzt umfangreiche Grabungsfunde bearbeitet, die zum Teil noch garnicht veröffentlicht sind und erheblich zur Aktualität dieses Buches beitragen. Es befaßt sich mit der Tierwelt vom beginnenden Neolithikum etwa 5000 vor Christus bis zur Römerzeit und schildert die nachgewiesenen Tiere, die Verläßlichkeit ihrer Bestimmung und zeitliche wie räumliche Verteilung der Belege und ihren Beitrag zur Kulturgeschichte knapp, konzentriert und zugleich allgemein verständlich. Das umfangreiche technische Rüstzeug ist fortgelassen, der Zugang dazu aber durch zahlreiche Literaturhinweise aufrecht erhalten. Der Stoff ist teils chronologisch, teils nach Tiergruppen oder auch kulturgeschichtlichen Gesichtspunkten gegliedert: So finden sich Kapitel über Knochenfunde, über bildliche Darstellungen, Haustiere, Importe, Mumien oder Vogelfang, Fische und Mollusken.

Ein überaus buntes Bild entsteht mit einer Chronologie der Haustiernutzung und -gestalt, von Tierimporten aus der Äthiopis und Vorderasien, der Ahnung von frühen Menagerien und Trophäen, von Opfer- und Schoßtieren und der Veränderung der bodenständigen Fauna infolge der zunehmenden Trockenheit und Verfolgung durch den Menschen und die von ihm bewirkte Umweltveränderung. Nilauster, (*Etheria elliptica*), Flösselhecht (*Polypterus bichir*), Krokodil, Heiliger Ibis, Waldrapp, Schlangenhalsvogel, Schreiseeadler, Wildschwein, Mesopotamischer Damhirsch, Flußpferd und Ginsterkatze sind einige der Arten, die heute aus Ägypten verschwunden sind. Auf der anderen Seite erfährt man, daß die Hausmaus seit Beginn der Untersuchungszeit vorhanden ist, die Hausratte aber erst zur Römerzeit auftaucht und die Ratte des Alten Ägyptens die auch heute im Kulturland noch häufige, sonst äthiopische Nilgrasratte (*Arvicanthis niloticus*) ist. Brustflossenstacheln von Fiederbartwelsen (*Synodontis schall*) wurden als Pfeilspitzen verwendet und exportiert. Die Bedeutung der Hyänenhaltung im Alten Reich (Mast zu Genußzwecken?) bleibt rätselhaft, der Bezug der Darstellungen auf den Erdwolf wird zu Recht zurückgewiesen. Illustriert ist der Band mit Habitusbildern der besprochenen Arten, aber auch Reproduktionen von Malereien, Relief- und Plastikdarstellungen, von Knochen- und Schalenfunden, so daß sich der Leser zu Diskussionen vieler Tierdarstellungen eine eigene Meinung bilden kann. Im laufenden Text finden sich vorzügliche Zeichnungen der Nilfische nach von den Driesch, am Ende auch eine Fundstellenkarte.

Insgesamt also eine außerordentlich fundierte, kritische und fesselnde Übersicht über das, was aus kulturgeschichtlichen Funden über die Tierwelt im Alten Ägypten bekannt geworden ist. Für die Geschichte der Haustiere, die Tiergeographie und Ägyptologie ist das Buch eine gleichermaßen wichtige Quelle. Unabhängig davon ist die lebendige und so reich bebilderte Abhandlung eine reizvolle und außerordentlich spannende Lektüre.

J. Niethammer

Curry-Lindahl, K. (1988): *Däggdjur, groddjur och kräldjur.* 396 S. mit zahlreichen Abbildungen und Karten. Norstedts Färgserien, Stockholm.

Das als Feldhandbuch konzipierte Werk des in Skandinavien populären Zoologen Kai Curry-Lindahl soll mehr sein als ein reines Bestimmungsbuch der Säugetiere, Lurche und Kriechtiere Nordeuropas. Deshalb steht den Artbeschreibungen ein umfangreicher allgemeiner Teil voran, der die Entwicklungsgeschichte der drei Wirbeltierklassen, ihre Systematik, Anatomie, Biologie und Ökologie in einzelnen Kapiteln darstellt. Die Faunengeschichte Schwedens sowie Bestand und Gefährdung der heutigen europäischen Arten sind Inhalt weiterer Abschnitte. In ihnen bezieht der Autor eindeutig Stellung für die Ziele des Natur- und Artenschutzes und bemüht sich, durch viele Bezüge zur Situation in Schweden Betroffenheit bei seinen Lesern zu erzeugen und deren Bereitschaft zum Schutz der heimischen Fauna zu wecken.

Der Bestimmungsteil des Buches wird durch 103 Farbtafeln eingeleitet, die fast alle behandelten Amphibien, Reptilien und Säugetiere recht ordentlich darstellen. Dann werden die Arten der Systematik folgend abgehandelt. Nach Bemerkungen zu den höheren taxonomischen Kategorien sind die einzelnen Spezies beschrieben, wobei Kennzeichen, Verbreitung allgemein und speziell in Schweden, Biotopansprüche, Verhalten, Nahrung, Lautäußerungen, Fortpflanzung, Lebenserwartung und Schutzstatus genannt werden. Den meisten Arten sind kleine Verbreitungskarten beigegeben, die ganz Europa, Westanatolien und das westliche Nordafrika umfassen. Im Text sind außerdem weitere Zeichnungen sowie Karten von Schweden mit genaueren Verbreitungsangaben einzelner Arten eingestreut.

Das Literaturverzeichnis am Ende des Bandes enthält nur Bestimmungsbücher und Faunen, die für Amphibien/Reptilien und Säugetiere getrennt jeweils nach den Ländern Europas einschließlich der Türkei geordnet sind. Einzelne Arten betreffende Veröffentlichungen — auch Zeitschriftenartikel — sind bei deren Abschnitt jeweils aufgeführt. Dadurch findet der Leser schnell zur weiterführenden Literatur in dem ihn interessierenden Bereich.

Die Auswahl der Arten — insgesamt 113 Säugetiere, 18 Lurche und 10 Kriechtiere — ist etwas willkürlich. Es sind zwar alle in den skandinavischen Ländern vorkommenden Spezies enthalten, darüber hinaus aber auch eine Reihe weiterer. Beispielsweise werden Alpensalamander und Große Hufeisennase abgehandelt, Fadenmolch, Kleinabendsegler und Graues Langohr jedoch nicht erwähnt. Beim Teichmolch und der Ringelrobbe sind sogar den verschiedenen Unterarten getrennte Abschnitte gewidmet, wobei nur die Ringelrobbenformen des Eismeeres und der Ostsee geführt werden, die des Saimaa-Sees und des Ladogasees dagegen nicht.

Die Verbreitungskarten sind für viele Details einfach zu klein. Trotzdem lassen sie eine Reihe falscher Angaben erkennen, beispielsweise fehlt das Vorkommen von *Sorex araneus* in Nordspanien, *Crocidura suaveolens* ist auf das südöstliche Europa zu beschränken, bei *Crocidura russula* gibt es östlich der eingezeichneten Verbreitungsgrenze keine grundsätzlichen Zweifel an der Artzugehörigkeit der Tiere (es ist *Crocidura suaveolens*), bei *Vulpes vulpes* ist das Vorkommen in Nordafrika nicht berücksichtigt und die Binnensee-Populationen von *Phoca hispida* sind ebenfalls nicht eingezeichnet. Die Karte von *Gulo gulo* wurde verwechselt und fehlt. Im Text von *Phocoena phocoena* findet dessen Verbreitung im Schwarzen Meer keine Erwähnung.

Auch zur Bestimmung der Arten ist das Buch leider nur eingeschränkt brauchbar. So sind zum Beispiel *Myotis mystacinus* und *M. brandti* sowie *Microtus agrestis* und *M. arvalis* mit Hilfe dieses Bandes nicht zu trennen. Das gute Merkmal der Ohrenbehaarung der beiden *Microtus*-Arten (Erdmaus lang und spärlich, Feldmaus kurz und dicht) wird weder im Text genannt, noch ist es auf der entsprechenden Farbdarstellung erkennbar. Auf die Abbildung von Zahnmerkmalen wurde leider ebenfalls verzichtet.

Das vorliegende Buch ist eine gute Einführung in die Welt der Lurche, Kriechtiere und Säugetiere Skandinaviens mit Bezug zu Europa und der übrigen Welt. Im speziellen Teil kommen jedoch moderne Forschungsergebnisse über die Ökologie, Systematik und Verbreitung der Arten zu kurz. Als Bestimmungsbuch für die Säugetiere Nordeuropas wird dieser Band das Werk von Siivonen nicht ersetzen können.

P. Boye

Drechsler, H. (1988): *Altersentwicklung und Altersansprache beim Rotwild: Gestalten, Gesichter, Gehabe, Geweihe, Gebisse.* 133 S., 221 Abb., davon 110 farbig. Parey, Hamburg & Berlin.

Dieses großzügig illustrierte Buch wendet sich vor allem an Jäger und Forstleute, aber auch Zoologen finden hier wertvolle Informationen. Der Verfasser hat über 20 Jahre eine markierte Rotwildpopulation im Harz studiert und das Aufwachsen vieler individuell bekannter Hirsche verfolgt und dokumentiert. In zahlreichen Fotos und Zeichnungen werden die Veränderungen in der Körpergestalt und im Kopfprofil, im Verhalten, in der Geweihform und -größe und in den Abkauungsstadien dargestellt, begleitet von vielen Tabellen mit Maß- und Gewichtsangaben. Der Zweck dieses Buches ist zweifellos seine Nutzanwendung für den Jäger, aber darüber hinaus stellt es einen wichtigen Beitrag zur Naturgeschichte des mitteleuropäischen Rothirsches dar.

R. Hutterer

Raesfeld, F. von & K. Reulecke (1988): *Das Rotwild: Naturgeschichte, Hege, Jagdausübung.* 416 S., 286 Abb., 84 Tab. Parey, Hamburg & Berlin.

Zehn Jahre nach der letzten Auflage (vgl. BzB 30: 229—230) erscheint dieser Klassiker über das Rotwild in einer neunten, von K. Reulecke völlig überarbeiteten Fassung. Im Vergleich zur letzten Auflage ist der Seitenumfang etwas und die Zahl der Abbildungen deutlich angestiegen. Auch sachlich ist der Text aktualisiert und verbessert worden; verschiedene Mängel der letzten Auflage wurden bereinigt und viele neue Ergebnisse eingearbeitet. Für den Zoologen sind vor allem die beiden ersten Kapitel interessant (Naturgeschichte, Hege), während das dritte Kapitel sich ausschließlich an den Jäger wendet. Wer sich für Rotwild interessiert, der findet in den ersten beiden Teilen des Buches eine flüssig geschriebene Naturgeschichte, angereichert mit einer Fülle von Detailbefunden und informativen Abbildungen.

R. Hutterer

Petzsch, H. (1986): *Urania-Tierreich: Säugetiere.* 5., von R. Piechocki überarb. Aufl., 604 S., 94 Farb- und zahlr. Schwarzweißabbildungen. Harri Deutsch, Thun & Frankfurt/M.

Der Autor schreibt in seinem Vorwort, das Buch habe „in erster Linie die Aufgabe, säugetierkundliches Wissen wirklich jedermann zu vermitteln". Dies wird ausführlich in einem persönlich gehaltenen Stil getan, der an klassische Vorbilder wie Brehm, Schneider und Grzimek erinnert, und bei dem die eigenen Erfahrungen des Autors in der Zootierhaltung mit den Ergebnissen aus der Fachliteratur verschmolzen sind. In dieser neuen Auflage, die 12 Jahre nach dem Tod von H. Petzsch erschien, hat R. Piechocki zahlreiche Änderungen und Ergänzungen vorgenommen, ohne aber wesentlich den Charakter der Originalvorlage zu verändern.

Ein Vorzug dieses Werkes ist seine reichhaltige und hervorragende Ausstattung mit Fotografien, die allein schon einen Einblick in die Artenvielfalt der Säugetiere ermöglichen. Der begleitende Text ist flüssig zu lesen und informativ und wird den vom Autor formulierten Anspruch sicher erfüllen. Leider sind aber auch eine Reihe von Mängeln zu verzeichnen, zusätzlich zu den unvermeidlichen Druckfehlern oder technischen Pannen (auf S. 73 fehlen z. B. einige Textzeilen). Ein deutlicher Mangel ist die eigenwillige wissenschaftliche Nomenklatur der Säugetiere, die voll von längst überholten Gattungs- und Artnamen ist, selbst bei weltbekannten Arten. So heißt der Große Panda *Ailuropoda* und nicht *Ailuropus* (S. 294); ähnliche Beispiele gibt es viele. Das Foto auf Seite 201 zeigt eine nordafrikanische Dickschwanzmaus, *Pachyuromys duprasi*, während die Bildunterschrift sie als „südafrikanische Rennmaus, *Pachyuromys auricularis*" ausweist, eine paradoxe Mischung zwischen dem südafrikanischen *Desmodillus auricularis* und dem nordafrikanischen *Pachyuromys.* Der Wert des Buches zur Volksbildung wird durch diese Fehler leider gemindert, eine gründliche Überarbeitung der Nomenklatur wäre für die nächste Auflage zu wünschen. Davon abgesehen scheint mir das Buch in seiner Konzeption und in seinem handlichen Format gelungen und geeignet, Interesse und Zuneigung zu Säugetieren zu wecken.

R. Hutterer

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
— & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 40, Heft 1, 1989

INHALT

Gewöllinhalte der Schleiereule (*Tyto alba*) von Kos und aus Südwestanatolien
J. Niethammer 1

The taxonomy of the Green Barbets (Aves: Lybiidae) of the Eastern Afrotropics
P. A. Clancey 11

Ein neuer Cichlide aus dem oberen Orinoco-Einzug: *Uaru fernandezyepezi* n. sp. (Pisces: Perciformes: Cichlidae)
R. Stawikowski 19

Die Lungenmorphologie der Warane (Reptilia: Varanidae) und ihre systematisch-stammesgeschichtliche Bedeutung
H.-O. Becker, W. Böhme & S. F. Perry 27

Description of *Cheilosia iberica*, new species, from the Iberian peninsula (Diptera, Syrphidae)
Mª A. Marcos-García & C. Claussen 57

***Gnathia wolffi* n. sp., a coral-reef inhabiting isopod from Kenya, with a key to the *Gnathia ferox* complex (Cymothoidea: Gnathiidae)**
H.-G. Müller 63

Buchbesprechungen 69

Z

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 40, Heft 2, 1989 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 73—77	Bonn, Juli 1989

Observations on two mammal species new to the Sultanate of Oman, *Vulpes cana* Blanford, 1877 (Carnivora: Canidae) and *Nycteris thebaica* Geoffroy, 1818 (Chiroptera: Nycteridae)

D. L. Harrison & P. J. J. Bates

Abstract. Blanford's Fox (*Vulpes cana* Blanford, 1877) is recorded for the first time from Oman. Recently recognised as a relict montane species in Israel, this is the first record of the species from the southern part of the Arabian peninsula. The baculum of the species is described and shown to be distinctively different from that of *Vulpes rueppelli.* Also the Slit-faced Bat, *Nycteris thebaica* Geoffroy, 1818, is recorded for the first time from Oman.

Key words. Carnivora, Canidae, *Vulpes cana*, Chiroptera, Nycteridae, *Nycteris thebaica*, Arabian peninsula, Oman.

Vulpes cana Blanford, 1877

1877. *Vulpes cana* Blanford, J. Asiat. Soc. Bengal, 46, 2: 321. Baluchistan.

Two fox specimens which died in His Majesty the Sultan's Breeding Centre at Bait Baraka were recently donated to the Oman Natural History Museum and have been sent to the Harrison Zoological Museum for study by the authors. These animals originated from Jabal Samhan, Dhofar where the original capture from the wild was made in 1985 by Jeremy Usher Smith. The appearance of these foxes when alive in the Breeding Centre had attracted interest and speculation because of their unusual characteristics in comparison with Rueppell's Fox (*Vulpes rueppelli sabaea*) which they were originally thought to be. Their small size and large ears with uniformly greyish sandy backs would accord well at first sight with *V. rueppelli.* However, the pronounced black tip and dorsal crest of the tail and finely pointed muzzle with pronounced black markings on its sides extending downwards from the inner canthus of the eye, reveal their true identity as Blanford's Fox (*Vulpes cana*). In *V. rueppelli* the tail tip is white and the muzzle is less finely pointed and not so clearly marked with black.

Originally described by Blanford (1877) from Baluchistan, and known from Afghanistan, Iran and Turkestan (Pocock, 1941) *V. cana* has recently been recognised as a relict montane species in Israel (Ilany, 1980; Mendelssohn et al., 1987). There are as yet no confirmed reports of the species from the rest of the Arabian peninsula, although the suggestion has frequently been made that the fox photographed, at night, at Wadi Khaytan (19.45' N 41.42' E) in Saudi Arabia by S. Collenette and illustrated in Gasperetti et al. (1985. pl. I, p. 405) may belong to this species. In this flash photograph the distal third of the tail is obscured by a rock and the colour of the ear tips is unclear. It is considered by the authors that an identification based on such evidence will always be unsatisfactory, especially as such a record would con-

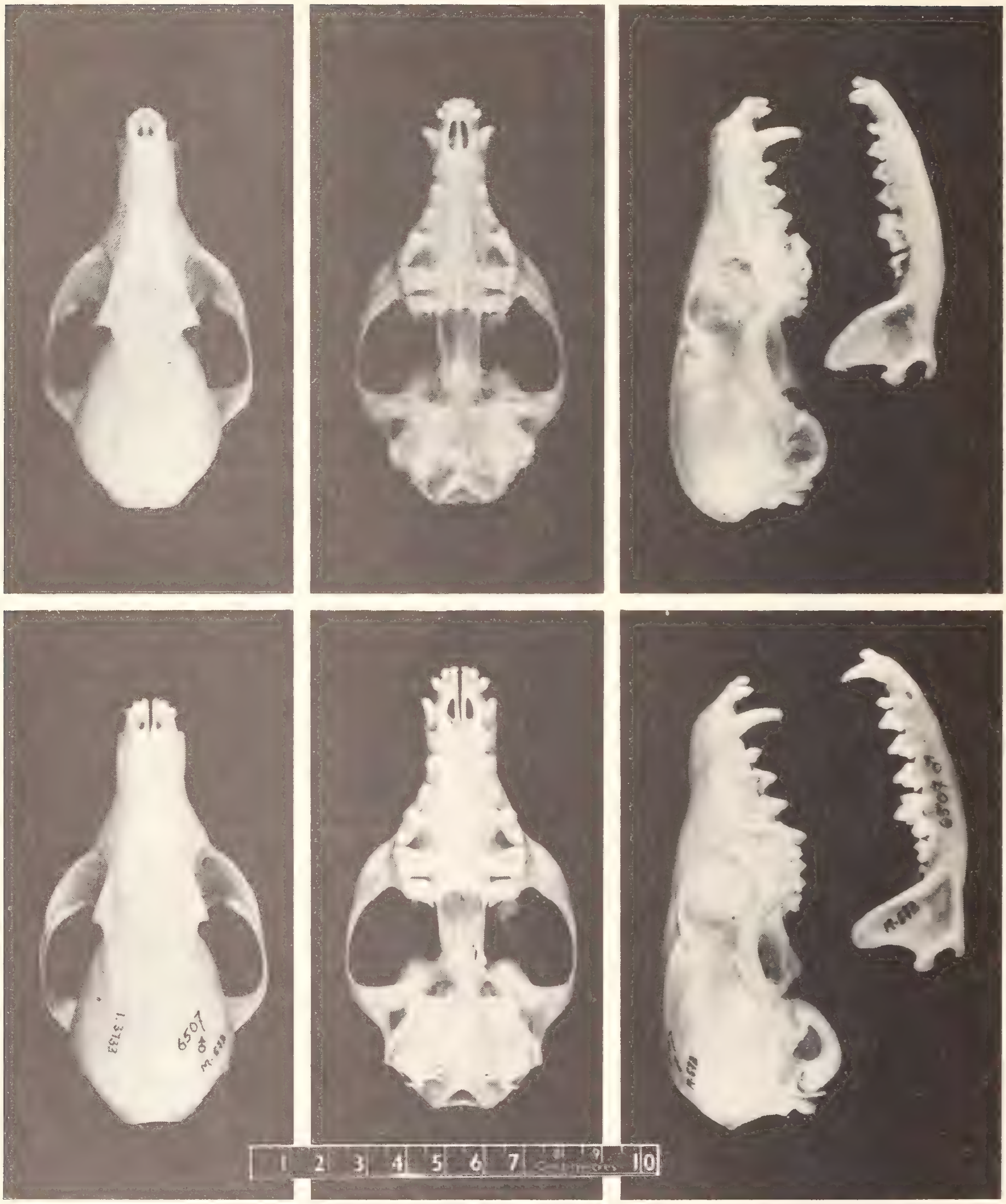


Plate 1: Skulls of two species of Fox. Above: *Vulpes cana* ONHM. 1000, Jabal Samhan, Dhofar, Oman. Below: *Vulpes rueppelli* HZM. 1.3733, 40 km west of Badanah, Saudi Arabia.

stitute the only known evidence of *V. cana* in south-western peninsular Arabia. The occurrence of the species in Saudi Arabia awaits more substantial data.

The unfortunate death of the two specimens in the Breeding Centre has permitted the detailed examination and measurement of the animals concerned, which are one adult male (ONHM 1000) and a young adult female (ONHM 952). The condition of the adult male permitted the preservation of the tail, skull and baculum only. This animal, captured in April 1985, died in the Centre on 14 January 1988 and was therefore at least 3 years old. The young adult female was born (of the wild caught parents) in the Centre on about 1 April 1987 and died on 13 March 1988.

The external features were compared with the coloration of a flat skin of *V. rueppelli* (HZM. 1.3733, male, 40 km west of Badanah, Saudi Arabia) and with a skin of *V. cana* from Israel (TAU 7-874, parents from En Gedi). It was noted that the blackish mid-dorsal spinal crest which is a marked feature of the specimen from Israel is less evident in the example from Dhofar, although the black tail crest and tip is equally developed. This feature could be individual variation or denote a subspecific difference between these remote and isolated populations.

The skull of *V. cana* is notably small and delicate and although there is some overlap in size with *V. rueppelli* it is distinguishable from that species by the very delicate and relatively slender rostral region (Plate 1). The braincase is small and narrow anteriorly and the palate strikingly narrow. More material is clearly needed to clarify the cranial characters in relation to *V. rueppelli* and to study geographical variation in the region. The available external and cranial measurements, in mm., of the two *V. cana* (ONHM 1000 & ONHM 952) from Oman and an adult male (BM. 19.4.7.22) from Turbat, Baluchistan, included for comparative purposes, are given below in respective order: Total length 760, 735, —; tail 360, 350, —; forearm 60, 60, —; hind foot 101, 97, —; ear 80, 76, —; greatest length of skull 99.8, 97.7, 96.3; condylobasal length 96.4, 93.5, 91.3; zygomatic breadth 51.9, 51.0, —; breadth of braincase 36.8, 34.3, 35.1; interorbital constriction 17.5, 17.1, 17.4; maxillary cheekteeth C-M2 44.7, 42.8, 43.8; mandibular cheekteeth c-m3 47.7, 46.9, 48.3; mandible 74.9, 73.0, 71.2; rostral width above P1 14.0, 13.2, 13.5.

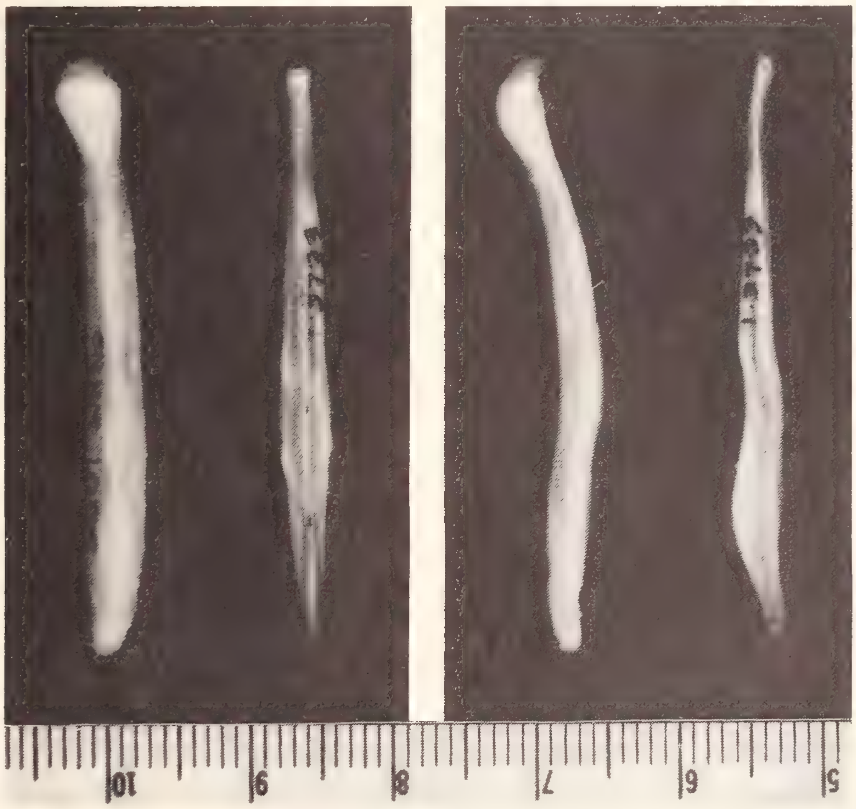


Plate 2: Dorsal (on left), lateral (on right) view of bacula. Left, in each pair: *Vulpes cana* ONHM. 1000, Jabal Samhan, Oman. Right, in each pair: *Vulpes rueppelli* HZM. 1.3733, 40 km west of Badanah, Saudi Arabia. Scale = mm & cm.

It may be noted that the measurements of *V. cana* from Oman slightly exceed those of 6 specimens from Israel given by Mendelssohn et al. (1987) and certainly suggest that the Dhofar population may be subspecifically different. They are however marginally larger than the Baluchistan specimen, see also Pocock (1941).

The baculum of *V. rueppelli sabaea* was figured by Harrison (1968). The baculum of the adult male ONHM 1000 from Dhofar is strikingly different (Plate 2). Although of approximately the same length the bone is much broader and with an expanded, bulbous tip quite unlike the delicate pointed tip of *V. rueppelli*. Whereas the tip of *V. rueppelli* is slightly curved ventrally, in *V. cana* the tip of the bone has a pronounced upward curvature. A deep ventral groove is present in both species, but in *V. cana* the basal part of the bone is less narrowed and the dorsal aspect of the base lacks the pronounced keel-like ridge present in *V. rueppelli*. Although only one example of each species is available for comparison, the differences are so distinctive that it seems most unlikely to be a matter of individual variation, especially as the bacula of Carnivora often show marked specific characteristics. The measurements of the bone in ONHM 1000 are, length 41.5 mm; maximal width of shaft 4.4 mm and width of tip 4.6 mm.

Blanford's Fox inhabits a habitat different from *V. rueppelli*, favouring rocky terrain and steep cliffs in Israel (Mendelssohn et al. 1987). This accords well with the terrain of Jabal Samhan and differs from the favoured habitat of *V. rueppelli* in Oman, which is sandy desert. The discovery of this species in Oman is of great interest and further research is needed to determine its status and distribution there.

Nycteris thebaica adana (Andersen, 1912)

1912. *Petalia thebaica adana* Andersen, Ann. Mag. nat. Hist. 8 (10): 548. Mybar, near Aden, South Arabia.

A Slit-faced Bat of this species, which was received by the Oman Natural History Museum in 1986 is the first specimen from the Sultanate. It is also the most easterly record of this essentially African species in the Arabian peninsula, being formerly known from South Yemen, North Yemen, Saudi Arabia, Sinai and Israel (Harrison, 1964). It was obtained by Mohammed F. M. Qahtan and R. P. Whitcombe.

The specimen (ONHM 586) originated from a small cave used as a shelter for livestock at Jifjif, Ginot area, Wadi Sahanawt, north-east of Salalah (17.08.5' N 54.10.5' E). The locality was visited by one of us (D. L. H.) on 11 June 1987 when a large colony of these bats was present in the cave and in view of the interest of this newly discovered species three specimens were taken for study. The pallid drab coloration of these bats places them in the race *Nycteris thebaica adana*. The specimens conform in size with material of this race from South Yemen, the forearm in the sample ranging from 43.3—47.8 mm and the greatest length of skull 18.6—19.3 mm.

This record represents yet another African element to add to the already impressive list from the hills of Dhofar. Together with the Asiatic Blanford's Fox also noted here for the first time, these new additions further emphasise the unique nature of the fauna of Dhofar and the urgent need for conservation of its threatened habitat.

Zusammenfassung

Das Vorkommen des Afghanfuchses (*Vulpes cana*) wird erstmals für Oman belegt. Die Art war jüngst als Montanrelikt in Israel festgestellt worden; dies ist nun der erste Fund im Südteil der Arabischen Halbinsel. Das Baculum der Art wird beschrieben, es ist deutlich von dem des Sandfuchses (*Vulpes rueppelli*) zu unterscheiden. Ein weiterer Neunachweis für Oman betrifft die Fledermaus *Nycteris thebaica*.

Acknowledgements

We are indebted to M. D. Gallagher of the Oman Natural History Museum for the opportunity to study the specimens in the Museum and to Jeremy Usher Smith who originally obtained the Blanford's Foxes in Dhofar. We are also much indebted to R. P. Whitcombe and Mohammed F. M. Qahtan for their hospitality and help in Dhofar during the visit of the senior author there in 1987.

References

Andersen, K. (1912): Brief diagnoses of eight new *Petalia*, with a list of the known forms of the genus. — Ann. Mag. nat. Hist. 8 (10): 546—550.

Blanford, W. T. (1877): Note on two species of Asiatic Bears, the "Mahm" of Baluchistan and *Ursus pruinosus* Blyth, of Tibet, and an apparently undescribed fox from Baluchistan. — Journ. As. Soc. Beng., 46 (2): 316—323.

Gasperetti, J., D. L. Harrison & W. Buttiker (1985): The Carnivora of Arabia. — Fauna of Saudi Arabia 7: 397—461.

Geoffroy, E. (1818): Description de l'Egypte 2: 119, pl. 1. No. 2.

Harrison, D. L. (1964): The Mammals of Arabia. vol. 1. Insectivora, Chiroptera, Primates. — Benn, London Pub.

— (1968): The Mammals of Arabia. vol. 2. Carnivora, Hyracoidea, Artiodactyla. — Benn, London Pub.

Ilany, G. (1983): Blanford's Fox, *Vulpes cana* Blanford 1877, a new species to Israel. — Israel J. Zool., 32: 150.

Mendelssohn, M., Y. Yom Tov, G. Ilany & D. Meringer (1987): On the occurence of Blanford's Fox, *Vulpes cana* Blanford, 1877 in Israel and Sinai. — Mammalia, 51 (3): 459—462.

Pocock, R. I. (1941). The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. — Mammalia Vol. 11. 503 pp. Taylor & Francis Pub. London.

Dr. David L. Harrison & Dr. Paul J. J. Bates, Harrison Zoological Museum, Bowerwood House, St Botolph's Road, Sevenoaks, Kent TN13 3AQ, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 79—84	Bonn, Juli 1989

Das Gaumenfaltermuster bei einigen madagassischen Viverriden und ein Vergleich mit festländischen Vertretern

Martin Eisentraut

Abstract. The number of palatal ridges (rugae palatinae) in three endemic species of Malagasy Viverridae and Herpestidae is influenced by their different head shape. *Eupleres goudotii*, a myrmecophagous species with long and narrow jaws, has a high number of palatal ridges. In the fossa *Cryptoprocta ferox*, which preys upon larger items such as lemurs and which has a rounded head like a cat, the number of palatal ridges is reduced considerably. This and other cat-like morphological characters are considered as convergent. The Malagasy viverrids probably developed from a common ancestor or a common ancestral group (Aeluroidea) since the separation of the island from Africa (at latest since the Paleocene) and subsequently radiated into the empty ecological niches. As very early lineages of this radiation, *Cryptoprocta* and *Eupleres* are considered as representatives of a separate subfamily, Cryptoproctinae.

Key words. Mammalia, Viverridae, *Cryptoprocta*, *Eupleres*, palatal ridges.

Vorbemerkungen

Die Gaumenfalten der Säugetiere sind ein sehr ancestrales Merkmal. Eine monographische Bearbeitung (Eisentraut 1976) hatte gezeigt, daß bei der Eingruppierung der Ordnungen und Familien, bisweilen aber auch bei den unteren systematischen Kategorien (Eisentraut 1985), die besondere Form der Gaumenfalten oder auch die unterschiedliche Faltenzahl von Bedeutung sein können.

Da die Insel Madagaskar eine sehr eigenständige Fauna besitzt und z. B. bei der Familie der Viverriden noch systematische Fragen offenstehen (Pocock 1919, Petter 1974, Hemmer 1987, Köhncke & Leonhardt 1986, Wozencraft 1989), wurde die Gelegenheit genutzt, bei einer Frettkatze (*Cryptoprocta ferox*) das Gaumenfaltenmuster zu untersuchen. Zum gleichen Zweck konnten zwei im Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris vorhandene Alkoholpräparate von einer ebenfalls auf Madagaskar endemischen Herpestide und einer Viverride, und zwar von je einem Vertreter der Unterfamilie Galidiinae, *Galidia elegans*, und der Unterfamilie Cryptoproctinae (sensu Wozencraft 1989), *Eupleres goudotii*, herangezogen werden. Vergleichsmaterial von festländischen Viverriden und Feliden stand von früheren Gaumenfalten-Untersuchungen zur Verfügung.

Vergleich der Gaumenfaltenmuster

Ganz allgemein zeigt das Gaumenfaltenmuster der Viverriden, Herpestiden und Feliden, wie auch aller anderen Carnivoren, den Primärtyp, der dadurch gekennzeichnet ist, daß eine unterschiedliche Zahl mehr oder weniger konvex nach vorn gebogener Falten quer über den Gaumen verläuft und die hinteren Falten häufig in der Mitte unterbrochen sind.

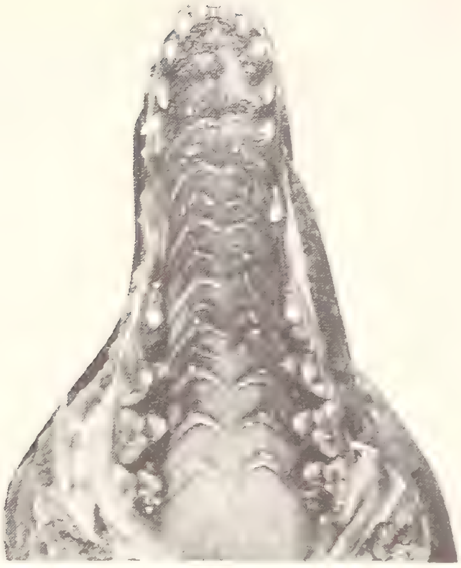


Abb. 1: *Eupleres goudotii*, Gaumenansicht (MNHN C 1912—126).

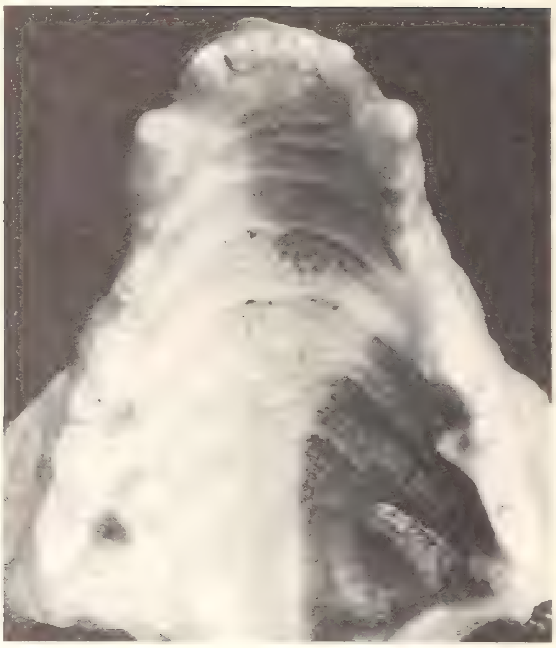


Abb. 2: *Cryptoprocta ferox* (ZFMK 87.594).

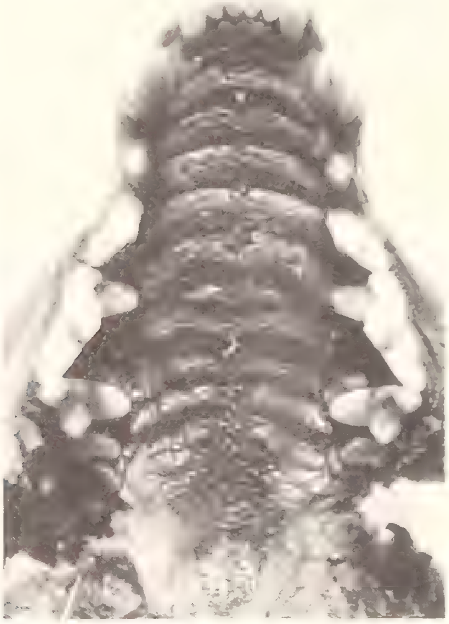


Abb. 3: *Galidia elegans* (MNHN CG 1912—124).

Bei den vorliegenden drei Madagaskar-Arten ist die Zahl der Gaumenfalten sehr unterschiedlich: *Eupleres goudotii* (Abb. 1) hat — je nach Beurteilung einiger zwischengelagerter Faltenteilchen, was als individuelle Variation anzusehen ist — 12 bis 14 gut ausgebildete Falten, die in der Mitte meist scharf caudalwärts eingeknickt und bisweilen geteilt sind. Die zweite auf Madagaskar endemische Art, die uns hier besonderes interessierende Frettkatze, besitzt nur 7 Gaumenfalten (Abb. 2)¹). Unmittelbar hinter dem Abschluß der Papilla palatina befinden sich zwei dünne, verkürzte Fältchen, die dicht übereinanderliegen. Es handelt sich hier wohl um eine individuelle Abweichung. Da diese getrennten Faltenstückchen in gleicher Höhe am Gaumenrand ansetzen, dürfte es sich um die erste Falten handeln. Es folgen dann 6 kräf-

---

¹) Wenn Köhncke & Leonhardt (1986) 8 Falten angeben, so dürfte der von mir nicht berücksichtigte faltenartige Abschluß der Papilla palatina als Gaumenfalte mitgezählt worden sein.

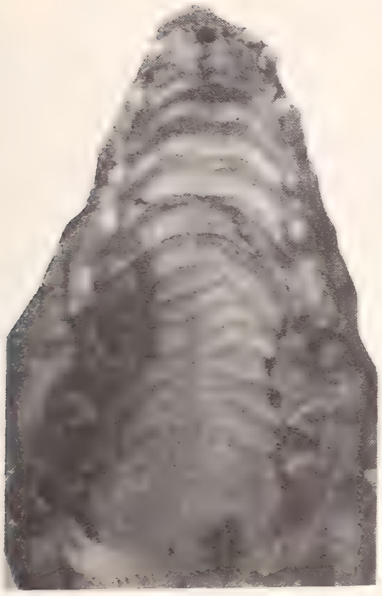


Abb. 4: *Ichneumonia albicauda* (ZFMK 76.127).

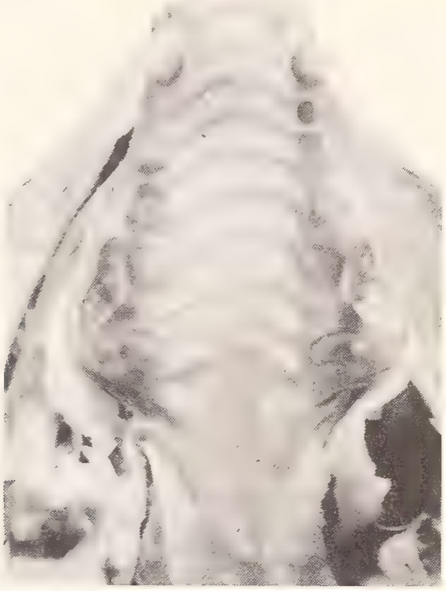


Abb. 5: *Herpestes javanicus* (Inst. Haustierkde. Kiel).

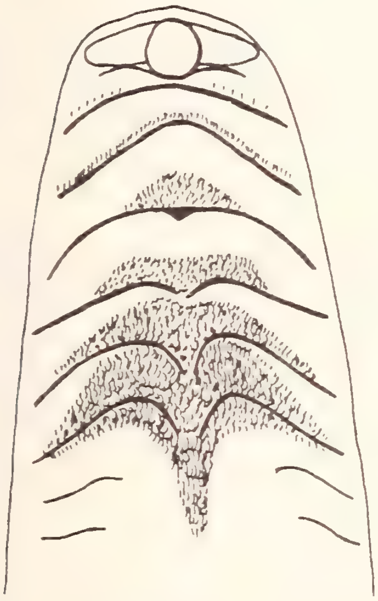


Abb. 6: *Paradoxurus hermaphroditus* (nach Eisentraut 1976).

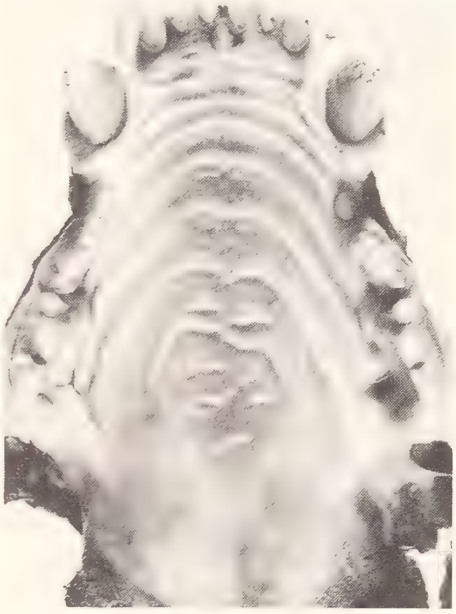


Abb. 7: *Panthera leo* (ZFMK 83.15). Alle Abbildungen wurden auf ungefähr gleiche Größe gebracht.

tige quer verlaufende und nach vorn gebogene Falten, von denen die letzten zwei in der Mitte geteilt sind. Hinter diesen sind bei der Frettkatze rudimentäre Faltenreststückchen zu erkennen, die in jedem Fall auf Abstammung von früheren Formen mit höherer Faltenzahl deuten.

Galidia elegans hat nur 9 Falten und im hinteren Gaumenbereich einige nur seitlich angelegte rudimentäre Faltenstückchen (Abb. 3).

Betrachten wir nun zum Vergleich die Gaumenfaltenmuster der bereits früher untersuchten, nicht auf Madagaskar heimischen Herpestiden und Viverriden (vgl. Eisentraut 1976), finden wir auch bei ihnen eine unterschiedlich hohe Anzahl von Gaumenfalten. So beträgt sie bei der Weißschwanzmanguste, *Ichneumonia albicauda*, mindestens 12 bis 13 (Abb. 4), und bei *Herpestes javanicus* (Abb. 5) mindestens 9. Bei *Genetta felina* und *G. villiersi* als Vertretern der Viverridae sind nur 8 und bei dem zur Unterfamilie Paradoxurinae gehörenden *Paradoxurus hermaphroditus* (Abb. 6), einer Art, die einen etwas rundlichen Kopf besitzt, nur 6 Falten vorhanden, und zwar 3 durchgehende und anschließend 3 in der Mitte geteilte. Bemerkenswert ist, daß bei den Arten mit verminderter Faltenzahl im hinteren Gaumenbereich wieder rudimentäre Faltenstückchen seitlich angelegt sind.

Wir können also feststellen, daß bei einigen Viverriden eine Verminderung der Faltenzahl auftritt.

Werfen wir nun einen Blick auf die ebenfalls früher schon untersuchten Feliden, die wie die Viverriden aus der alttertiären primitiven Überfamilie der Aeluroidea hervorgegangen sind, so finden wir bei ihnen ganz allgemein eine relativ geringe Faltenzahl von nur 6 bis 7, von denen die hinteren in der Mitte ebenfalls geteilt und die Innenschenkel caudalwärts umgebogen sind. Als Beispiel sei hier nur das Gaumenfaltenmuster von *Panthera leo* (Abb. 7) gezeigt. Besonders auffallend sind auch bei dieser Art die im hinteren Gaumenbereich in Erscheinung tretenden rudimentären und zweifellos bedeutungslos gewordenen Faltenstückchen. Bei Kleinkatzen, wie z. B. *Felis silvestris*, sind solche Reststückchen wieder nur seitlich angelegt.

Zweifellos ist bei den Feliden die geringe Faltenzahl — wie auch schon bei *Paradoxurus* angegeben — auf die Ausbildung eines rundlichen Kopfes und entsprechend kurzer Kiefer und damit Verkürzung der Gaumenfläche zurückzuführen. Auch hier deuten die hinteren rudimentären Faltenstückchen auf eine Abstammung von primitiven Formen mit längerem Gaumenteil und entsprechend höherer Anzahl von gut ausgebildeten Falten.

Beurteilung des Gaumenfaltenmusters der madagassischen Viverriden

Aus den oben gegebenen Ausführungen geht klar hervor, daß bei *Eupleres goudotii* die hohe Faltenzahl mit der starken Verlängerung der Kiefer und damit auch des Gaumenbereiches zusammenhängt. Es ist dies die Anpassung an eine myrmecophage Ernährungsweise, wie dies Starck (1974) bereits ausgeführt hat. Wir müssen sie als eine Parallelentwicklung zu den myrmecophagen Vertretern aus anderen Säugetierordnungen ansehen.

Ebenso ist die Entwicklung eines rundlichen Kopfes und die damit zusammenhängende Verminderung der Gaumenfaltenanzahl, wie dies die Frettkatze zeigt, eine Parallelentwicklung zu den Feliden als Anpassung an die Erbeutung größerer Säugetiere. Dazu gehören auch der kurze Kiefer, scharfe Zähne und lange Eckzähne (Abb. 8). Der Ameisenfresser *Eupleres* hat dagegen ein schwach ausgebildetes Gebiß (Abb. 9).

Schlußfolgerungen

Aus den dargelegten Gegebenheiten ist wohl der berechtigte Schluß zu ziehen, daß die Katzenähnlichkeit von *Cryptoprocta ferox* als eine Konvergenz zu den Feliden anzusehen ist, ebenso wie dies Starck (1974) auch für andere bei dieser Art vorkommende katzenähnliche morphologisch-anatomische Merkmale annehmen möchte.

Zweifellos sind solche extremen Entwicklungsformen, wie dies *Eupleres goudotii* und *Cryptoprocta ferox* auf Madagaskar zeigen, nicht kurzfristig entstanden, sondern haben lange Zeiten beansprucht. Auch Thenius (1979) hat im Hinblick auf die Frettkatze einen „langen phyletischen Weg" angenommen.

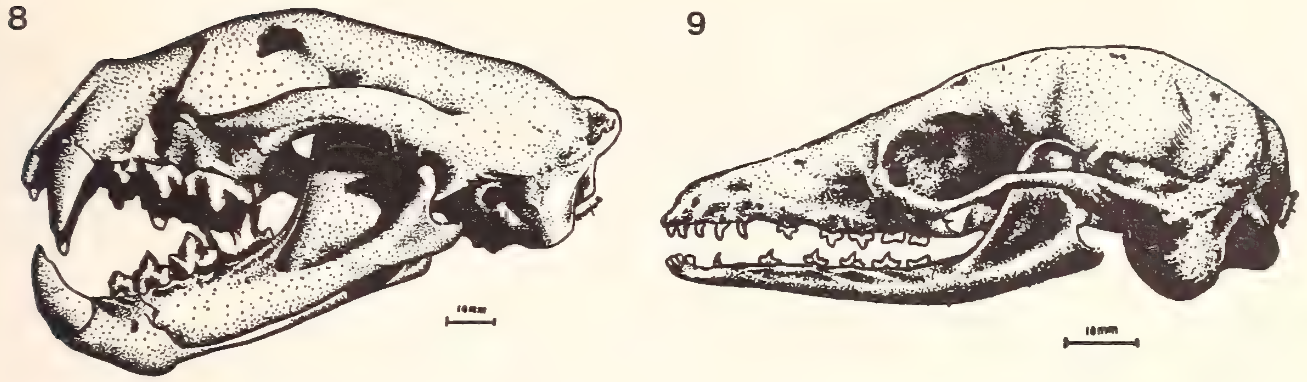


Abb. 8—9: Schädel von *Cryptoprocta ferox* (8) und *Eupleres goudotii* (9) (nach Albignac 1973).

Wenn wir uns der besonders von Starck (1974) vertretenen Ansicht anschließen, daß sich Madagaskar im Zuge der Kontinentalverschiebung, und zwar unter Hinweis auf die Ausführungen von Mertens (1972), spätestens im Alttertiär, vom afrikanischen Kontinent gelöst hat und nun von diesem durch die bis zu 1000 m tiefe und 390 km breite Meeresbucht von Mozambique getrennt ist, können wir wohl annehmen, daß damit auch die damals vorhandene, auf die Überfamilie der Aeluroidea zurückgehende primitive und noch artenarme Viverridenfauna auf das nun zur Insel gewordene Gebiet mit herübergenommen wurde. Es war die Zeit, in der die Säugetiere begannen, sich auf der Erde auszubreiten (Günther 1970). Eine mehrmalige Besiedlung der Insel, wie sie Starck und Günther für möglich halten, ist für die Viverriden nicht anzunehmen; wohl muß aber von einer zweiten Besiedlung durch einen Vorläufer der Herpestiden ausgegangen werden, aus dem sich die madagassische Unterfamilie Galiidinae entwickelte, wenn man der Klassifizierung von Wozencraft (1986) folgt.

Bezüglich der systematischen Einordnung der jetzt scheinbar so isoliert dastehenden Frettkatze dürfte die meist vertretene Ansicht (Petter 1974, Köhncke & Leonhardt 1986, Wozencraft 1989) berechtigt sein, sie zur Familie der Viverriden zu stellen, sie jedoch aufgrund ihrer mannigfachen morphologischen Besonderheiten, zusammen mit *Eupleres* und *Fossa*, in eine eigene Unterfamilie Cryptoproctinae einzuordnen.

Zusammenfassung

Die unterschiedliche Anzahl von Gaumenfalten bei zwei untersuchten, auf Madagaskar endemischen Viverriden ist bestimmt durch die unterschiedliche Kopfform. Bei der an myrmecophage Ernährungsweise angepaßten Art *Eupleres goudotii* sind die Kiefer lang und schmal und dementsprechend die Gaumenfaltenanzahl am höchsten. Bei der an die Erlangung von größeren Beutetieren (z. B. Lemuren) angepaßten Frettkatze mit einem rundlichen, katzenartigen Kopf ist die Gaumenfaltenzahl stark reduziert. Diese besonderen Merkmale sind als Konvergenzentwicklungen anzusehen. Nimmt man an, daß im Zuge der Kontinentalverschiebungen die heutige Insel Madagaskar sich im Alttertiär von dem afrikanischen Festland gelöst hat, so dürften die damals vorhandenen, aus der Ursprungsgruppe der Aeluroidea hervorgegangenen primitiven Viverriden mit auf die Insel herübergekommen sein und dann in einer breiten Radiation all die auf der Insel vorhandenen leeren ökologischen Nischen ausgefüllt haben. *Cryptoprocta*, *Eupleres* und *Fossa* können als sehr frühe eigene Zweige einer Radiation betrachtet werden, für die die Zuordnung zu einer eigenen Unterfamilie der Viverriden, Cryptoproctinae, berechtigt erscheint.

Danksagung

Für die Überlassung einer Frettkatze aus dem Duisburger Zoo bin ich Herrn Dr. Gewalt zu besonderem Dank verpflichtet. Ebenso danke ich Herrn Dr. Tranier vom Zool. Museum in Paris für die Möglichkeit, zwei weitere Vertreter der für Madagaskar endemischen Viverriden und Herpestiden untersuchen zu können, und Herrn Dr. Hutterer für die Beschaffung dieses wertvollen Alkoholmaterials und für die Ergänzung der Literatur. Ferner danke ich Herrn Schicke für die Anfertigung einer Reihe von Fotos.

Literatur

Albignac, R. (1973): Mammifères carnivores. — Faune de Madagaskar 36: 1—206.

Eisentraut, M. (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. — Bonn. zool. Monogr. 8: 1—214.

— (1985): The pattern of ridges on the palate in procyonids and bears. — Proc. int. Symp. Giant Panda. Bongo, Berlin 10: 185—196.

Günther, K. (1970): Die Tierwelt Madagaskars und die zoogeographische Frage nach dem Gondwana-Land. — Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin (NF) 10.

Hemmer, H. (1978): The evolutionary systematics of living Felidae: Present status and current problems. — Carnivore 1: 71—79.

Köhncke, M. & K. Leonhardt (1986): *Cryptoprocta ferox*. — Mammalian Species 254: 1—5.

Mertens, R. (1972): Madagaskars Herpetofauna und die Kontinentaldrift. Studien über die Reptilienfauna Madagaskars VI. — Zool. Meded. Leiden 46: 91—97.

Petter, G. (1974): Rapports phylétiques des viverridés (Carnivores Fissipédes). Les formes de Madagaskar. — Mammalia 38: 605—636.

Pocock, R. I. (1919): The classification of the mongooses (Mungotidae). — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 3: 515—524.

Starck, (1974): Die Säugetiere Madagaskars, ihre Lebensräume und ihre Geschichte. — Steiner, Wiesbaden.

Thenius, E. (1979): Die Evolution der Säugetiere. — Uni-Taschenbücher, G. Fischer.

Wozencraft, W. C. (1986): A new species of striped mongoose from Madagascar. — J. Mammalogy 67: 561—571.

— (1989): Classification of the Recent Carnivora. — In Gittleman, J. L., ed.: Carnivore behavior, ecology, and evolution, p. 569—593. — Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.

Prof. Dr. Martin Eisentraut, Buschstraße 45, 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 85—97	Bonn, Juli 1989

A cryptic new species of *Crocidura* from Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands (Mammalia: Soricidae)

Obdulia Mª Molina & Rainer Hutterer

Abstract. Shrews recently discovered in Gran Canaria represent a species different from *Crocidura canariensis*, the endemic shrew previously described from the eastern Canary Islands. A comparison of the new species *Crocidura osorio* with recent and fossil shrews from Africa and Europe indicates that it probably derived from the same lineage which produced *C. canariensis* as well as the North African *C. whitakeri* and *C. tarfayaensis*. At present *C. osorio* seems to be confined to the north-eastern highlands of Gran Canaria; the single record from Tenerife may be due to human transport.

Key words. Mammalia, Soricidae, *Crocidura*, Canary Islands, Gran Canaria, new species, evolution.

Introduction

The unexpected discovery of shrews in some of the Canary Islands (Martín et al. 1984) resulted in the description of the new species *Crocidura canariensis*, after the study of their morphology, karyotype, and biology (Hutterer et al. 1987). At that moment we thought that only one biological species of *Crocidura* would occur in the archipelago, differing from island to island. Furthermore, our data from the large islands Tenerife and Gran Canaria were very scanty. From Tenerife we had a single juvenile shrew from the town of Santa Cruz, the main port of this island. From Gran Canaria we had no material at hand, only a somewhat dubious record of „shrews and voles" by Floericke (1903), and some observations by local people. Although traplines for small mammals were set in Gran Canaria by us and other colleagues several times since 1981, not a piece of a shrew could be obtained.

The situation changed recently when several shrews were found in the field by people of Gran Canaria, giving us the opportunity to study their morphology in detail. To our surprise, they represent an animal very different from *C. canariensis*, both in morphology and ecology. The shrews from Gran Canaria are smaller, have shorter feet and most obvious, smaller ears (Fig. 2); also the skull is smaller and more slender. Another striking difference is their habitat; until now they were found in seven localities in the green north-eastern part of Gran Canaria, in one case close to a remnant evergreen forest. In contrast, *Crocidura canariensis* occurs mainly in semi-desert lowlands. After comparison of the new material with *C. canariensis* and with recent and fossil species of Morocco and Western Sahara, we come to the conclusion that the Gran Canaria shrews plus a single specimen from Tenerife represent a further new species of endemic Canarian shrews.

Materials and methods

The new material from Gran Canaria was casually found by local people of Gran Canaria. In order to accumulate more information a survey was made of many villages in the north-eastern part of the island. A sample of *Crocidura* from Gran Canaria and Tenerife representing a total of 14 individuals was studied and measured by the standard techniques applied in former studies (Hutterer 1987, Hutterer et al. 1987). Abbreviations for measurements are as follows: Head and body length (HB), Tail length (TL), Hindfoot length (HF), Ear length (E), Condylo-incisive length (CIL), Interorbital width (IOW), Greatest width of skull (GW), Height of the cerebral capsule (HCC), Maxillary breadth (MB), Palatal length (PL), Postglenoid width (PGL), Upper toothrow length (UTR), Lower toothrow length (LTR), Height of coronoid process of the mandible (COR), Length and Width of upper third molar (M^3-L, M^3-W). Drawings were made by R. Hutterer unless otherwhise stated. Our sample was compared with study specimens of the following species: *Crocidura canariensis* Hutterer, López-Jurado & Vogel, 1987, *C. russula yebalensis* (Cabrera, 1913), *C. tarfayaensis* Vesmanis & Vesmanis, 1980, *C. whitakeri* De Winton, 1897, *C. suaveolens* (Pallas, 1811), *C. sicula* Miller, 1901, and the fossil *C. marocana* Rzebik-Kowalska, 1988. The material studied is deposited in the following collections: CJN, Collection of Prof. J. Niethammer, Bonn; DZUL, Departamento de Zoologia, Universidad de La Laguna, Tenerife; IZEA, Institut de zoologie et d'écologie animale, Lausanne; JBC, Jardín Botánico Canario, Gran Canaria; MNHNP, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris; NMW, Naturhistorisches Museum Wien; PASC, Institute of Systematic and Experimental Zoologie, Polish Academy of Sciences, Cracow; USNM, National Museum of Natural History, Washington; ZFMK, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Systematics

Crocidura osorio n. sp.

Crocidura russula yebalensis, — Martín et al. 1984: 8 (specimen from Santa Cruz).

Holotype: Skin and skull of a young adult female, collected by personal of the Finca de Osorio during April/May 1987 at Monte Osorio, north-eastern Gran Canaria, Canary Islands; field number 42, at present deposited in the collections of DZUL until a Natural History Museum has been established in Gran Canaria.

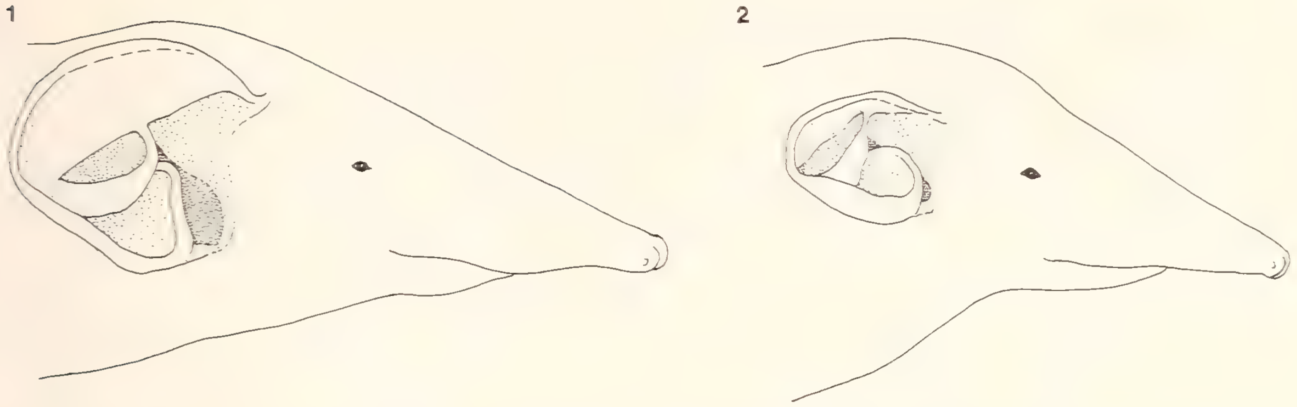
Paratypes: Skin and skull of a young male, no. 41, skeleton of juvenile, no. 50, same data as holotype (both in JBC); 3 dried animals later transferred into alcohol, skulls extracted, collected by personal of the Finca de Osorio in 1988 near Teror, Gran Canaria, field numbers 1, 2 (JBC), 3 (ZFMK 89.54); 3 animals in spirit, field numbers 87, 88, 89 (JBC) from Firgas, collected 29 April 1989 by Olegario Perdomo; one specimen from Cambalud, collected 9 May 1989 by the cat of J. Gil (in JBC).

Other material examined: 1 specimen in spirit from Firgas, May 1987, and another from Zumacal, June 1987, both from the private collection of J. F. Santana Domínguez, professor at the Enseñanza General Básica; fragments of upper and lower jaws of 7 shrews, from kestrel pellets collected by F. Rodríguez near Arucas, Gran Canaria (in JBC); skin and skull of juvenile male, collected 28 June 1984 in the suburb Somosierra of Santa Cruz, Tenerife (DZUL no. 176).

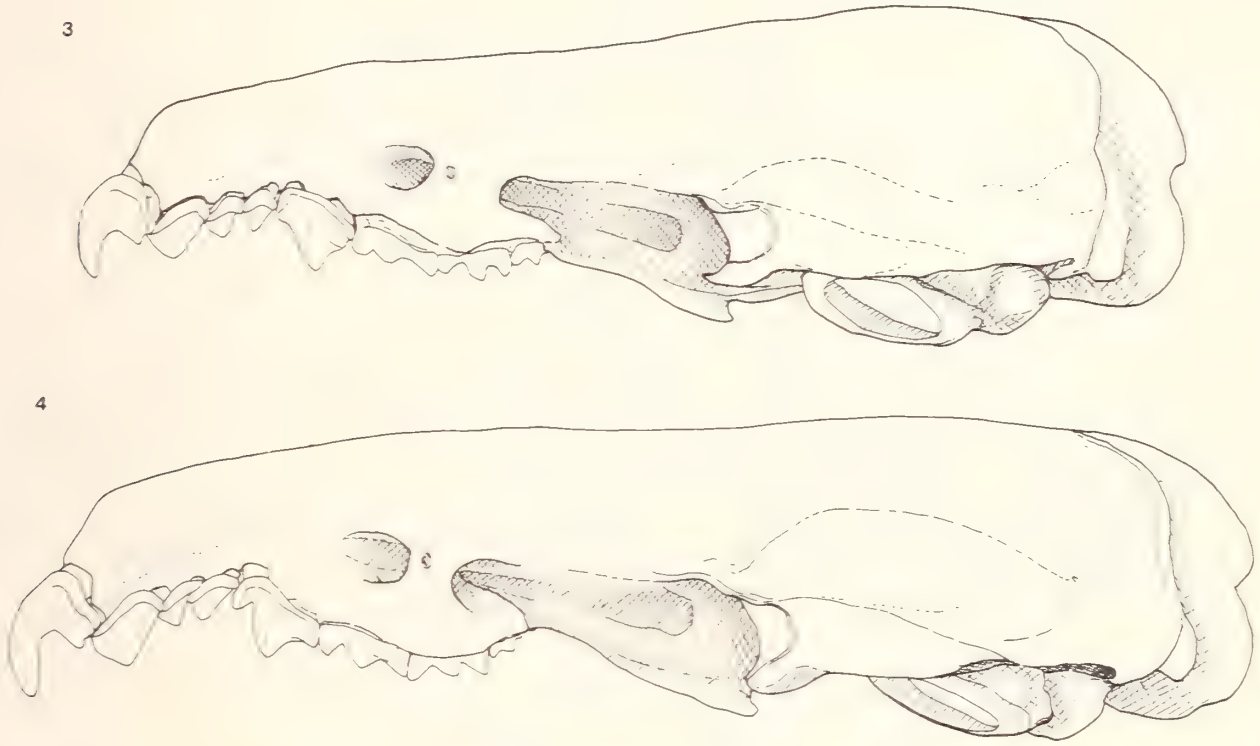
Measurements: See Table 1.

Diagnosis: A uniformely greyish-brown *Crocidura* with short feet and small ears, pelage hairs short; skull with a short but pointed rostrum and a broad infraorbital bridge; teeth small, parastyle of fourth upper premolar indistict, third lower molar with a broad talon.

Description: *Crocidura osorio* is a small shrew (HB 55.5 ± 7.7, n = 9), comparable in size with *C. suaveolens* or *C. whitakeri*. Its overall colour is greyish-brown with the belly being sligthly more grey, however, there is no sharp distinction between dorsal and ventral coloration. The hairs at back are rather short, 3.2 mm. Ears, limbs and tail are of the same general colour but slightly paler. The head of the shrew is



Figs. 1—2: Sketches of the heads of (1) *Crocidura canariensis* and (2) *Crocidura osorio* n. sp. to show differences in shape and size of the ear conch.



Figs. 3—4: Lateral view of the skulls of (3) *Crocidura osorio* n. sp. (paratype ZFMK 89.54) and (4) *Crocidura russula yebalensis* (IZEA 1573). Scale is 1 mm.

small and pointed, the ear conch is rather small (E 7.0 ± 0.7, n = 11) and round (Fig. 2) but well set apart from the fur. The hindfoot is 11.4 ± 0.6 (n = 12) long on average, being smaller than in any other species with which *C. osorio* may be confused (Table 2). The tail is of medium length (T 38.5 ± 3.1, n = 12; 69 % of HB) and covered approximately over 72 % of its length with very fine long bristles.

The cuneiform skull is small (CIL 18.5 ± 0.3, n = 5) and delicate. Its braincase is slightly domed, and from there the dorsal profile slopes gradually down to the tip of the rostrum. In dorsal and ventral view the bimaxillary region appears rather narrow. One obvious character is the form of the infra-orbital bridge, which is very broad relative to the size of the skull (Fig. 3). The mandible is short and stout, the posterior surface of the condylar process is considerably higher than broad, unlike in *C. canariensis* (Figs. 6, 8).

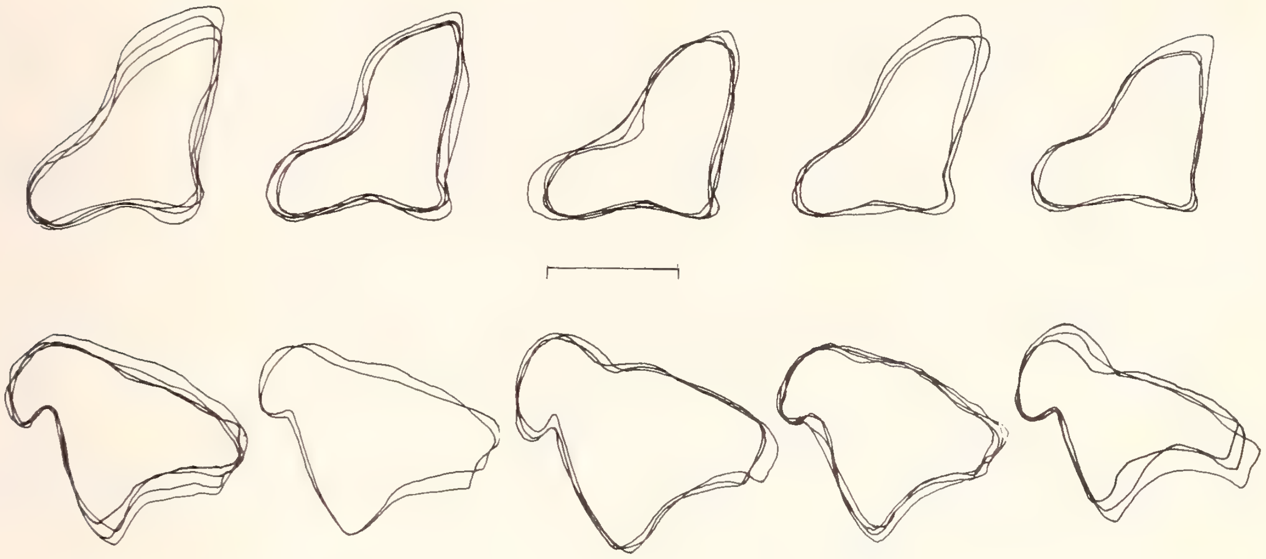
Table 1: Measurements of *Crocidura osorio* n. sp.

Measurement	No. 42*	No. 41	No. 50	No. 1	No. 2	No.3	No. 176
Weight, g	6.3	6.2	—	—	—	—	4.7
HB, mm	70	60	—	60	51	46	59
TL	41	35	—	40	32	36	38
HF	12	11.5	—	11	10	11	11
E	7.3	7.7	—	5.5	6	7.3	6.5
CIL	18.6	18.8	—	18.7	18.0	18.4	—
IOW	4.0	4.1	3.6	4.1	3.8	3.9	—
GW	8.7	9.0	—	8.8	8.1	8.6	—
HCC	4.7	4.9	—	4.4	4.6	4.7	—
MB	5.6	5.7	5.2	5.6	5.3	5.4	5.6
PL	7.6	7.5	7.2	7.7	7.5	7.8	7.1
PGL	5.7	5.8	—	5.8	5.6	5.7	—
UTR	8.0	8.1	7.6	8.1	7.9	7.9	7.7
LTR	7.4	7.4	7.1	7.5	7.5	7.3	7.4
COR	4.6	4.5	4.1	4.5	4.2	4.6	4.6
M^3-L	—	0.76	—	0.74	0.72	0.72	—
M^3-W	—	1.56	—	1.56	1.52	1.48	—

* Holotype

The dentition is weak. I^1 has a short apex and an indistinct talon; U^1 is twice as large as U^{2-3}, the tips of the latter surpass the parastyle of P^4; the fourth upper premolar is short, its parastyle is indistinct, sometimes almost absent (Fig. 8). M^1 and M^2 are rather short, M^3 is fully developped, not reduced. The lower incisor is short and its cutting edge lacks any denticulation; I_2 is very small in length and height; P_4 lacks additional cusplets; M_{1-2} show no special features but M_3 has a very broad talon similar to *C. tarfayaensis* (see Hutterer 1987, Fig. 4). Paratype JBC 41 exhibits a remarkable dental abnormality; its second upper incisors (U^1) are split on both sides and have two cusps instead of one; in addition, one of the small upper unicuspids (U^2) is missing in the right toothrow.

Distribution: At present we have seen specimens from 7 localities and have reliable records from further 5 sites (Fig. 10). The species seems to be confined to the more temperate and green highlands of north-eastern Gran Canaria, between 200 and 1000 m above sea level. The single specimen from Tenerife remains a problem: it is a juvenile specimen, and this fact would argue for reproduction of the species in Tenerife. However, is was found in the city of Santa Cruz from where a daily ferry connection with Las Palmas de Gran Canaria exists. From the region where *C. osorio* lives in Gran Canaria, large quantities of fruit, vegetables as well as mineral water (Firgas) are exported to other islands. This is a rather likely way how a shrew could get a lift to Tenerife. However, it remains obscure why the range of *C. osorio* within Gran Canaria is then so limited, as the same goods are distributed over the entire island as well. Martín et al. (1985) analyzed 2058 prey items from barn owl pellets from different sites in Tenerife and found no remains of shrews. However, the distribution of barn owls in Tenerife is restricted to the coastal lowlands (see map in Martín 1987), the lack of bone remains of shrews therefore is no disproof for the existence of such mammals in the highlands.



5 C. russula

6 C. canariensis

7 C. tarfayaensis

8 C. osorio

9 C. whitakeri

Figs. 5—9: Superimposed outlines of the posterior view of the condylar process of the mandible (upper row) and the external view of the fourth upper premolar (lower row), shown for (5) *Crocidura russula yebalensis*, (6) *C. canariensis*, (7) *C. tarfayaensis*, (8) *C. osorio*, and (9) *C. whitakeri*. Scale is 1 mm.

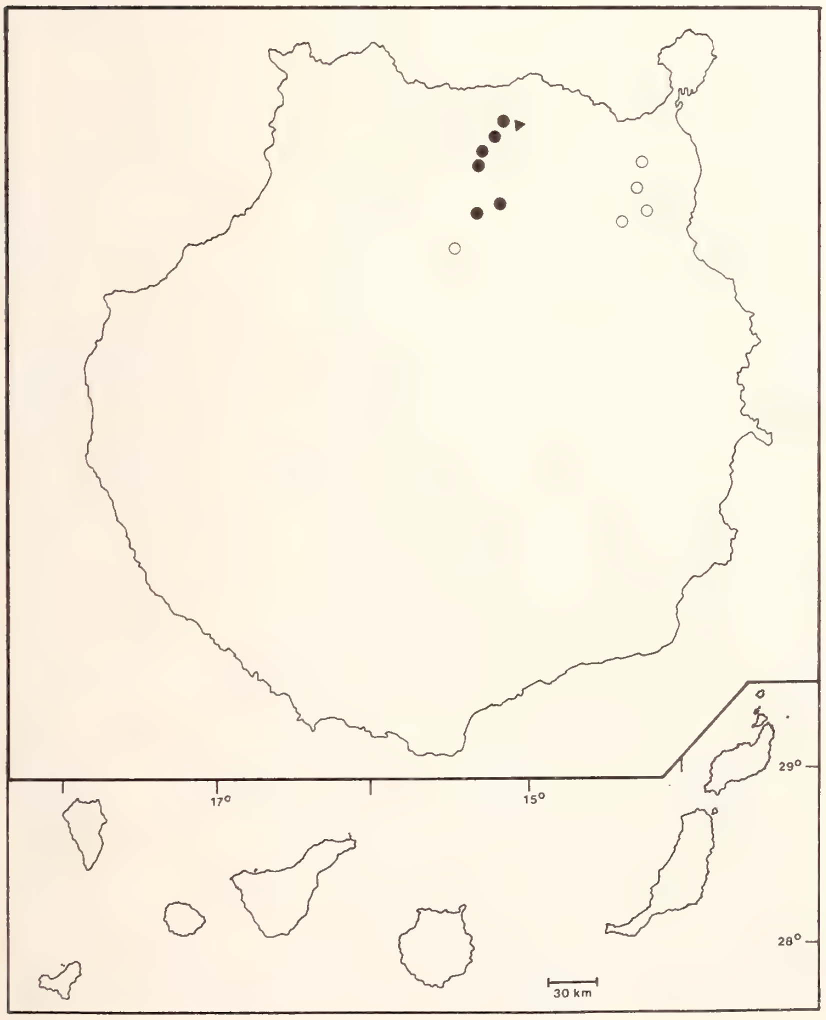


Fig. 10: Known distribution of *Crocidura osorio* n. sp. in Gran Canaria, Canary Islands. Black dots = records based on captures; triangle = record based on kestrel pellet material; open circles = reliable observations by local people.

Notes on a living specimen: After this text had been written, a living shrew was collected near Cambalud (Fig. 13) and observed in captivity at Las Palmas; a specimen of *C. canariensis* from Lanzarote was also kept at the same time. Of the two, *C. osorio* had a more brownish pelage, while the *C. canariensis* looked more dark grey. *C. osorio* had a more pointed snout, and it was less shy and timid than *C. canariensis.*

Etymology: Named for the Monte Osorio, from where Floericke (1903) mentioned shrews for the first time, and from where the holotype was collected 84 years after.

Table 2: Means of weight and external measurements of Canarian and Moroccan species of *Crocidura* (data for Morocco from Hutterer 1987, and for *C. canariensis* from Martín et al. 1984).

Species	n	Weight	HB	TL	HF	E
C. canariensis	(> 9)	7.5	65.4	39.4	13.1	8.7
C. russula	(>26)	6.4	69.3	37.8	12.1	8.8
C. tarfayaensis	(6)	6.5	63.8	38.7	13.3	10.2
C. osorio n. sp.	(> 5)	5.7	55.5	38.5	11.4	7.0
C. whitakeri	(6)	5.5	61.2	34.3	12.0	9.5

Table 3: Comparison of some cranial measurements of Canarian and Moroccan species of *Crocidura* (sources as in table 2).

Species	n	CIL	UTR	MB
C. canariensis	(>11)	19.44	8.16	5.68
C. russula	(>32)	19.00	8.04	5.79
C. tarfayaensis	(>11)	18.59	7.93	5.87
C. osorio n. sp.	(> 5)	18.51	7.93	5.51
C. whitakeri	(>11)	17.36	7.19	5.41

Comparisons: *Crocidura osorio* is a cryptic species, both in life style and in its morphological characters, most of which are rather subtle. There are two species with which a first comparison is required: *Crocidura canariensis*, the endemic shrew of the eastern Canary Islands, and *C. russula*, the most common shrew of the temperate zones of North Africa.

From *C. canariensis* the new species is easily distinguished by its small size, short feet, and smaller ears (Table 2, Figs. 1—2). The dorsal pelage is more brownish and shorter (3.2 mm) than in *C. canariensis* (4.5—5.0 mm). Cranially *C. osorio* differs by its smaller dimensions of CIL, UTR, and of all tooth measurements; also the infraorbital bridge is broader in *C. osorio*; further differences are found in the form of the basisphenoid bone, the condylar process, and the M^3. There is some overlap between skull measurements, small and juvenile specimens of *C. canariensis* approach the range of adult *C. osorio* (Fig. 11). However, the qualitative characters shown in the figures 6 and 8 discriminate the two species well. For example, the first specimen of a shrew ever collected for a museum in the Canary Islands (NMW 9100,

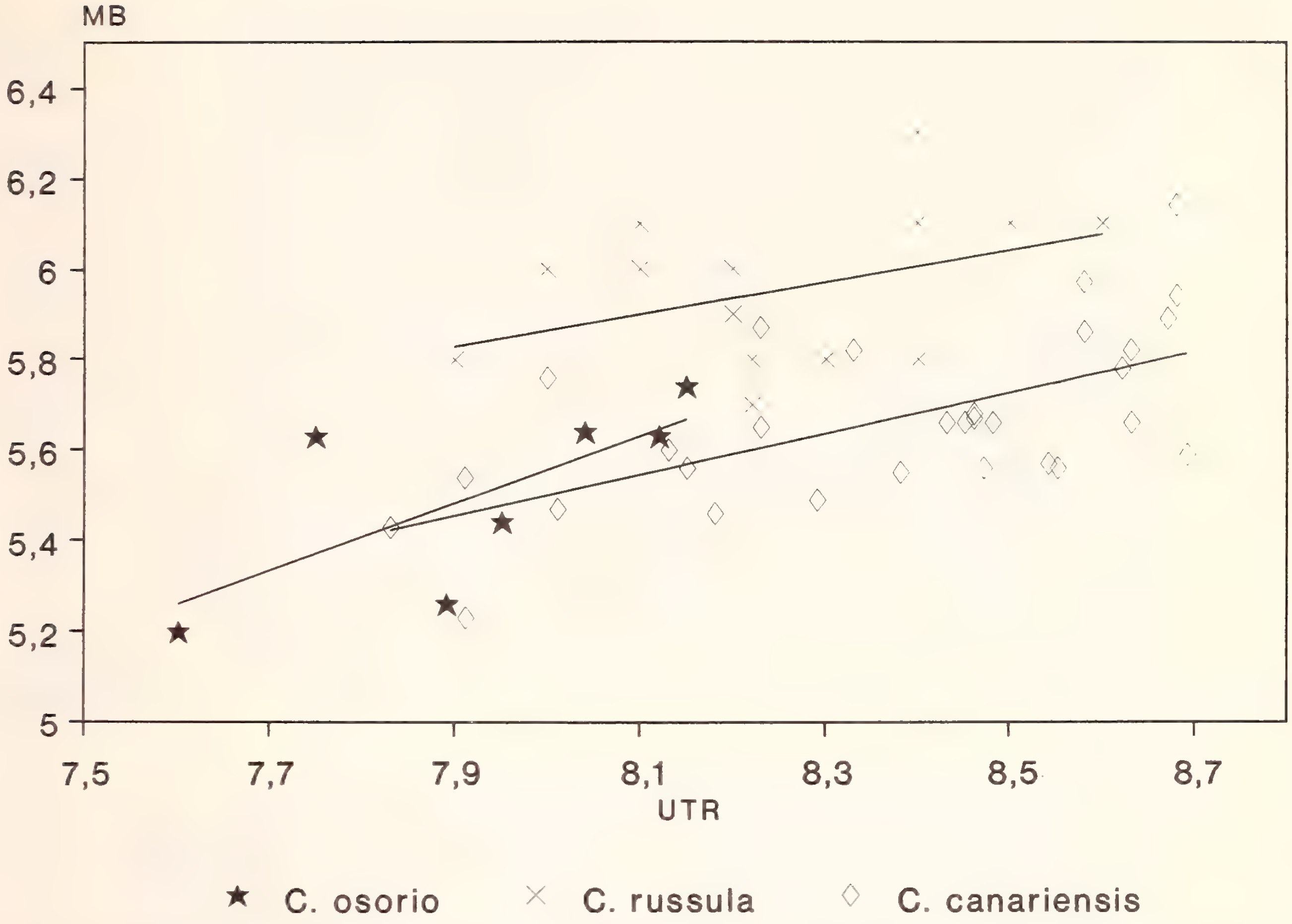


Fig. 11: Upper toothrow length (UTR, in mm) plotted against Maxillary breadth (MB) for samples of *C. osorio* n. sp., *C. canariensis* (Fuerteventura) and *C. russula* (Morocco); regression lines indicated.

"Kanarische Inseln", leg. V. Frič 1887; see Martín et al. 1984) is a very small animal and was supposed by us to eventually represent the new species; however, a reexamination of the specimen showed that it represents a very juvenile female but exhibits all the characteristic features of *C. canariensis*, such as the L-shaped coronoid process, the shape of the parastyle of P^4, the heavy first upper incisor, and the narrow infra-orbital bridge. Also the ecology of both species is very different: while *C. canariensis* is abundant in semi-desert lowlands such as the "malpais", our records of *C. osorio* come from the most humid parts of Gran Canaria.

Crocidura russula is distinguished from *C. osorio* by larger size, slightly longer hindfeet and larger ears. Cranially the two species are well separated (Figs. 3—4): *C. russula* lacks the cuneiform shape of the skull, the infra-orbital bridge is narrow, and the shape of the P^4 and the M_3 are very different (Fig. 5). Also the bimaxillary region is broader in *C. russula* (Fig. 11). Curiously, the form of the condylar process of the mandible (Figs. 5, 8) is more similar between the two species than between *C. osorio* and *C. canariensis.*

Crocidura tarfayaensis replaces *C. russula* in the desert-like areas of southern Morocco and Western Sahara. From *C. osorio* it is distinguished by larger size, longer hindfeet, by extremely large ears, by a pale grey dorsal and a sharply contrasting white ventral coloration, long (4—6 mm) and soft hairs at back, a white tail heavily covered with long bristles, and by its white feet. The cranium is similar in length (Tab. 3) but short and stout, not slender as in *C. osorio.* The bimaxillary region is as broad

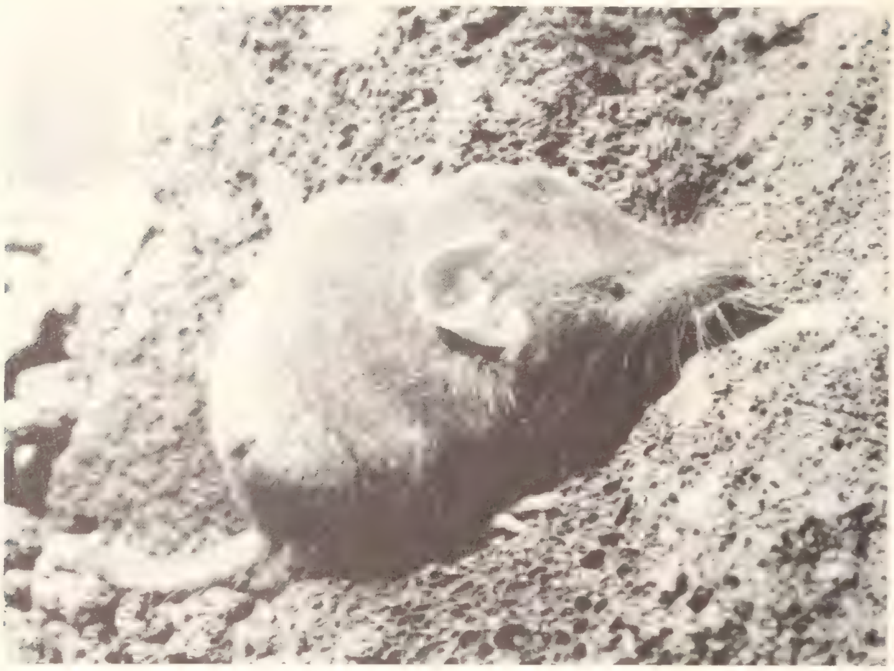


Fig. 12: *Crocidura canariensis* from Fuerteventura (R. Hutterer phot.). About natural size.

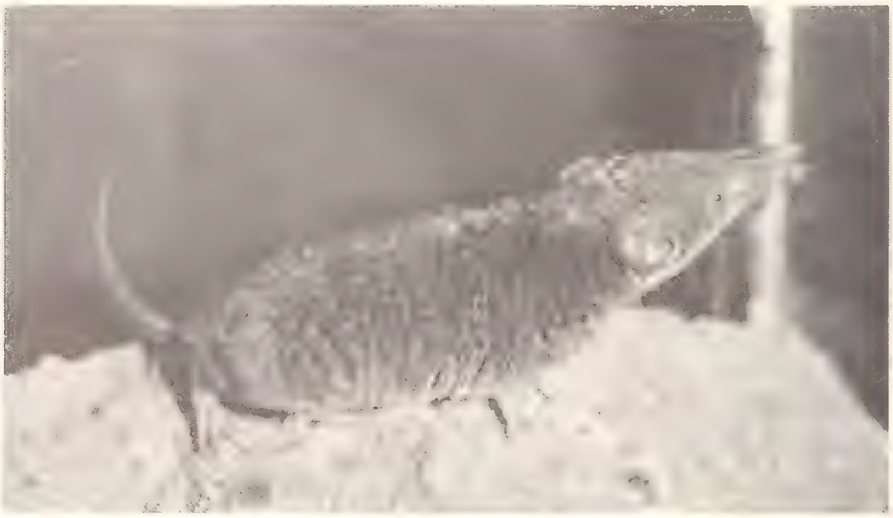


Fig. 13: *Crocidura osorio* n. sp. from Cambalud, Gran Canaria (O. Molina phot.).

as in *C. russula*. Also the condylar process of *C. tarfayaensis* differs in shape from that of *C. osorio* (Figs. 7—8).

C. whitakeri is a small lowland species whose range covers large parts of Morocco and Algeria (Aulagnier & Thévenot 1987, Rzebik-Kowalska 1988). Externally it differs from *C. osorio* by a white venter sharply contrasted against the dorsum and by whitish hindfeet. Also the ears of *C. whitakeri* are longer (Tab. 2). Cranially the species is smaller in all measurements (Tab. 3) and differs also in the shape of the condylar process of the mandible (Fig. 9), the first upper incisor, the fourth upper premolar (Fig. 9), the narrow form of the upper molars, and the reduced talon of the third lower molar (see Hutterer 1987, Fig. 4).

C. suaveolens is similar in size to *C. osorio* but differs externally by larger ears (Fig. 15) and a hairier tail. The skull is smaller in most populations (see Vlásak & Niethammer, in press), the rostrum is shorter, the fourth upper premolar has a different shape, and the third upper molar is comparatively large (Hutterer & Harrison

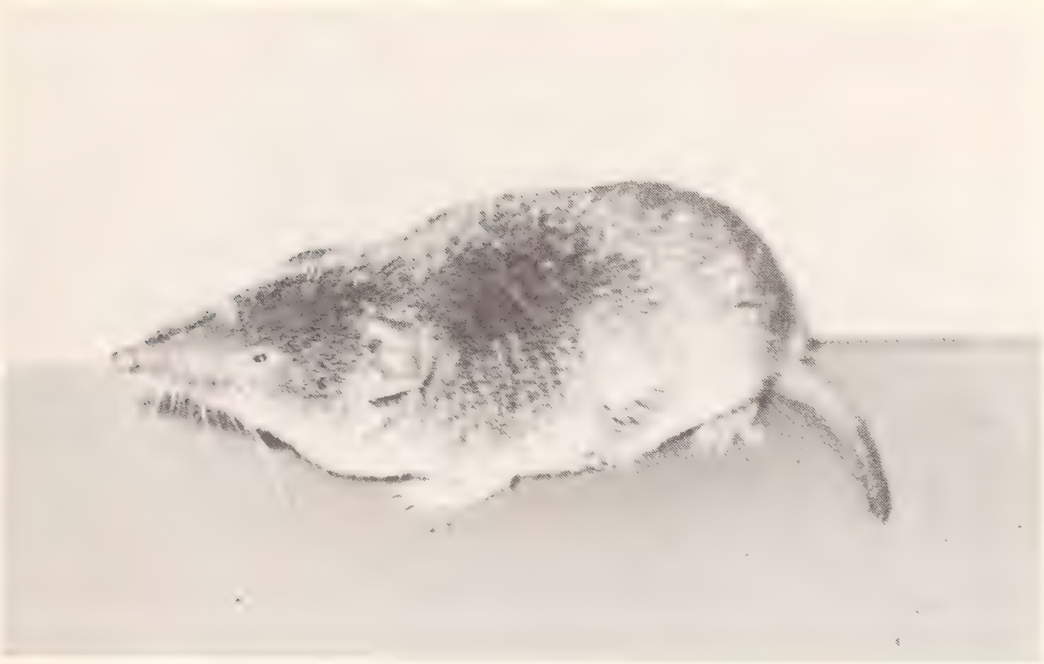


Fig. 14: *Crocidura russula* from Germany (A. Nadolski phot.).

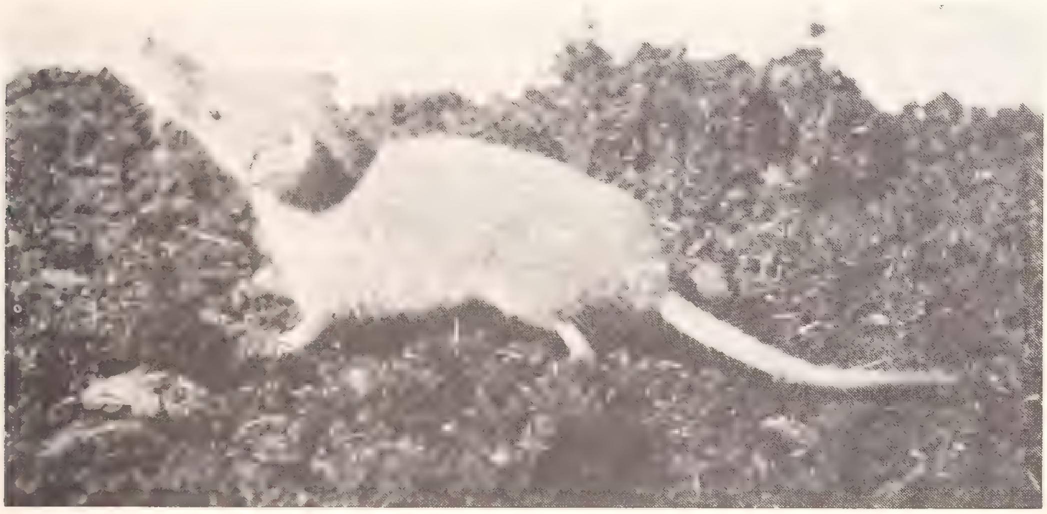


Fig. 15: *Crocidura suaveolens* from Lower Austria (R. Hutterer phot.).

1988). In the present sense *C. suaveolens* does not occur in North Africa except for a single record from Egypt and a possibly isolated population in Libya, described by Vesmanis (1977) as *C. alexandrisi*; however, this population must be restudied to clarify its taxonomic position.

C. marocana was recently described from mid-Pleistocene fossils from western Morocco (Rzebik-Kowalska 1988). The species falls into the size range of *C. osorio* but from the type material, which was kindly made available to us by Mrs. Rezebik-Kowalska, it is evident that *C. marocana* is a species very close to *C. whitakeri*, and not to *C. osorio.*

C. sicula was only recently confirmed as the endemic species of Sicily (Vogel 1988, Vogel et al., in prep.). It has the same karyotype (2n = 36, NF = 56) as *C. canariensis*, which led Vogel (1988) to the hypothesis of a closer phylogenetic relationship between the two species. New morphological studies of *C. sicula*, *C. canariensis* and *C. osorio* by one of us (R. H.) show that all three species are clearly separable on qualitative and quantitative characters. *C. sicula* differs from *C. osorio* in its bicoloured appearance, in larger body measurements (HB, HF) (Vesmanis 1976), a longer skull and a considerably larger maxillary breadth.

Conservation: *Crocidura osorio* seems to be quite well adapted to its present-day habitat, which consists of meadows, fields, villages and towns intermixed with patches of bush, herbs, forest, barrancos, steep cliffs and rocky areas. However, the distribution area of this species is extremely small, and the rapid urbanization together with changes caused by the increasing desiccation of the island might threaten the species quite suddenly. We therefore propose a legal protection of *C. osorio*, and the inclusion of the species as "rare endemic", together with *C. canariensis*, in the Red Data Book of Spanish Vertebrates (ICONA 1986).

Discussion

We believe that *Crocidura osorio* is a cryptic mammal. Small size, short ears, and the difficulty to obtain the species with traps point to a rather secretive way of life. As *C. canariensis*, this animal has escaped the notice of the many naturalists who visited the islands since the 18th century. Apart from Floericke (1903) we found only one other reference which might refer to the new shrew: Viera y Clavijo (1866) mentioned and described in his famous dictionary of the natural history of the Canary Islands also shrews (as "Musgaño [*Sorex musaraneus*, Linneo]). As the author lived mainly in Gran Canaria, his notes might well refer to *C. osorio*. A mystery is the lack of any fossil evidence of shrews in Gran Canaria, although we have good samples of fossil vertebrates from cave deposits at hand. However, the localities where *C. osorio* was found are all in an area of high humidity where a rapid turnover of organic material prevents the preservation and fossilization of bones. By way of contrast, *C. canariensis* lives in hot and arid lowlands, and we have therefore numerous remains of this species from owl pellets and fossil deposits.

Crocidura osorio is the second endemic shrew discovered in the Canary Islands (Fig. 13), and it increases the number of Canarian endemic mammals to six, three of which got extinct during the Quaternary (Tab. 4). Four species from this list were discovered only within the past five years, which reflects the increased activities of

Table 4: Endemic Canarian mammals discovered so far.

Taxon	Islands*	Status	Sources
Chiroptera			
Plecotus teneriffae	T, H, P	extant	Ibañez & Fernández 1985, and DZUL
Insectivora			
Crocidura canariensis	F, Lo, L, G, MC	extant	Hutterer et al. 1987
Crocidura osorio	GC, T?	extant	this paper
Rodentia			
Malpaisomys insularis	F, Lo, L, G	extinct	Hutterer et al. 1988
Canariomys bravoi	T	extinct	Crusafont-Paíro & Petter 1964
Canariomys tamarani	GC	extinct	López-Martínez & López-Jurado 1987

* T = Tenerife, H = Hierro, P = La Palma, GC = Gran Canaria, F = Fuerteventura, Lo = Lobos, L = Lanzarote, G = Graciosa, MC = Montaña Clara.

mammalogists in the Canary Islands. Taking *C. osorio* as an example, then there seems to be a good chance for the existence of other unknown mammals in the archipelago, namely in the islands of the western group.

Concerning the systematic relationships of *C. osorio*, we can only consider its morphology and ecology at present; we hope to obtain more animals in the future for the study of their karyotype and biochemical distance to related taxa. *Crocidura osorio* shares with *C. canariensis* a similarly narrow front skull (Fig. 11) which may indicate a similar feeding strategy as well as a close relationship. This also applies to *C. whitakeri*, while *C. russula*, *C. tarfayaensis* and *C. sicula* have much broader muzzles (see Tab. 3). The condylar process of the mandible (Figs. 5—9) is L-shaped in *C. canariensis*, *C. tarfayaensis* and more or less in *C. whitakeri*, while in *C. osorio* and *C. russula* it is not. While the first three species live in arid areas, the other two prefer temperate zones; *C. osorio* occupies the green north-eastern slopes up to 1000 m in Gran Canaria, and *C. russula* humid places up to an altitude of 2800 m in Morocco (Vogel & Maddalena 1987). Their similar ecological requirements may be reflected by a similar shape of the condyle, which forms part of the chewing apparatus. The broad infra-orbital bridge of *C. osorio* (Fig. 3) is not shared by any of the other species compared. The parastyle of the fourth upper premolar (Figs. 5—9) is indistinct or rounded in *C. osorio*, *C. canariensis*, *C. tarfayaensis* and *C. whitakeri*, but prominent and hook-like in *C. russula* and *C. sicula* (not figured). The parastyle seems to be a useful character, as this part of the tooth is not used for chewing and therefore should not be subject to adaptive changes. The same applies to the third lower molar, the talon of which is little used for chewing. In *C. osorio* and *C. tarfayaensis* the lingual part of the talon is large, while it is indistinct in *C. canariensis* and *C. russula*, and very small in *C. whitakeri*. To conclude, there is some evidence for a grouping of *C. osorio* with *C. canariensis*, *C. tarfayaensis* and *C. whitakeri*. The most parsimonious hypothesis is that *C. osorio* and *C. canariensis* share a common ancestor and have subsequently adapted to different niches on their respective islands. Secondly, we think that the Canarian shrews share a common ancestor with a North African group of shrews which includes *C. tarfayaensis*, *C. whitakeri*, and possibly *C. cinderella* (see Hutterer 1987). African affinities of *C. canariensis* were already supposed by Hutterer & López-Jurado (1989) after a study of the shrew's vocalization. Vogel (1988) also supposed a closer relationship of *C. sicula* and *C. canariensis*; however, the two species have no derived morphological characters in common which would support this hypothesis.

Acknowledgements

First of all we thank the people of Gran Canaria, particularly F. Rodríguez, J. Gil and J. F. Santana, who collected the shrews on which this report is based. Our work in the Canary Islands was also supported by L. F. López-Jurado, A. Martín and O. Trujillo. Essential comparative material was made available to us by Drs M. Carleton (Washington), J. Niethammer (Bonn), B. Rezebik-Kowalska (Cracow), F. Spitzenberger (Vienna), M. Tranier (Paris) and P. Vogel (Lausanne). G. Peters and J. Niethammer (Bonn) reviewed the manuscript. To all we express our sincere gratitude.

Zusammenfassung

Auf der Kanareninsel Gran Canaria wurden 1987 und 1988 von Landarbeitern mehrere Spitzmäuse gefunden, die erstmals eine morphologische Analyse dieser Inselpopulation er-

möglichen. Danach kommen wir zu dem Ergebnis, daß die Spitzmäuse von Gran Canaria, zusammen mit einem weiteren Exemplar von Teneriffa, eine bisher unbekannte Art repräsentieren, die als *Crocidura osorio* n. sp. beschrieben wird. Die neue Art führt eine sehr versteckte Lebensweise, nur wenige Tiere wurden bisher in kühl-feuchten Hochlagen der Insel gefunden. Sie besiedelt Gran Canaria und möglicherweise andere Westinseln, während die Ostinseln von *C. canariensis* bewohnt werden. Beide Arten sind endemisch für die Kanaren. Eine engere Verwandtschaft scheint sowohl untereinander als auch mit den nordafrikanischen Arten *C. tarfayaensis* und *C. whitakeri* zu bestehen.

Resumen

Tras el análisis y comparación de las musarañas halladas recientemente en Gran Canaria con la especie endémica *Crocidura canariensis*, descrita para las islas orientales del archipiélago canario, hemos comprobado que se tratan de especies diferentes. Comparando la nueva especie *Crocidura osorio* con musarañas actuales y fósiles procedentes de Africa y Europa, se advierte que probablemente deriven de la misma línea filogenética que originó tanto a *C. canariensis* como a las norteafricanas *C. whitakeri* y *C. tarfayaensis*. Hasta el momento *C. osorio* parece estar confinada a una zona del Noreste de Gran Canaria. El frecuente transporte de mercancias entre islas podría explicar la presencia del único ejemplar capturado en Tenerife.

References

Aulagnier, S. & M. Thévenot (1987): Catalogue des mammifères sauvages du Maroc. — Trav. Inst. Sci. Rabat, Sér, Zool. 41, 164 pp.

Crusafont-Pairo, M. & F. Petter (1964): Un murine géant fossile des Iles Canaries *Canariomys bravoi* gen. nov. sp. nov. (Rongeurs, Muridés). — Mammalia 28: 608—611.

Floericke, C. (1903): Aus der Heimat des Kanarienvogels. — Mitt. österr. Reichsb. Vogelkde Vogelschutz Wien 3: 41—44, 56—58, 63—66.

Hutterer, R. (1987): The species of *Crocidura* (Soricidae) in Morocco. — Mammalia 50: 521—534.

— & L. F. López-Jurado (1989): Vocalization in *Crocidura canariensis* (Mammalia: Soricidae). — Vieraea 18.

—, — & P. Vogel (1987): The shrews of the eastern Canary Islands: a new species (Mammalia: Soricidae). — J. nat. Hist. 21: 1347—1357.

—, N. López-Martínez & J. Michaux (1988): A new rodent from Quaternary deposits of the Canary Islands and its relationships with Neogene and Recent murids of Europe and Africa. — Palaeovertebrata 18(4): 241—262, 2 pls.

Ibáñez, C. & R. Fernández (1985): Systematic status of the Long-eared Bat *Plecotus teneriffae* Barret-Hamilton, 1907 (Chiroptera; Vespertilionidae). — Säugetierkundl. Mitt. 32: 143—149.

ICONA (1986): Lista roja de los vertebrados de España. 400 pp., Madrid.

López-Martínez, N. & L. F. López-Jurado (1987): Un nuevo murido gigante del Cuaternario de Gran Canaria *Canariomys tamarani* nov. sp. (Rodentia, Mammalia). — Doñana, Publ. ocas. 2: 1—60, 3 pls.

Martín, A. (1987): Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife. — Inst. Estud. Canar., Monogr. 32: 1—275.

—, K. Emmerson & M. Ascanio (1985): Regimen alimenticio de *Tyto alba* (Scopoli, 1769) en la isla de Tenerife (Islas Canarias). — Ardeola 32: 9—15.

—, R. Hutterer & G. B. Corbet (1984): On the presence of shrews in the Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 35: 5—14.

Rzebik-Kowalska, B. (1988): Studies on the genus *Crocidura* (Insectivora, Mammalia) in Algeria. — Acta zool. cracov. 31: 167—192.

— (1988): Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. — Folia Quaternaria 57: 51—90.

Vesmanis, I. E. (1976): Beitrag zur Kenntnis der Crociduren-Fauna Siziliens (Mammalia: Insectivora). — Z. Säugetierkunde 41: 257—273.

— (1977): Eine neue *Crocidura*-Art aus der Cyrenaica: *Crocidura aleksandrisi* n. sp. (Mammalia: Insectivora: *Crocidura*). — Bonn. zool. Beitr. 28: 3—12.

— & A. Vesmanis (1980): Beitrag zur Kenntnis der Crociduren-Fauna Marokkos (Mammalia, Insectivora, Soricidae). 1. Die Wimperspitzmäuse aus den Sammlungen des Smithsonian Institution, Washington. — Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 36: 11—80.

Viera y Clavijo, J. de (1866, ed. 1982): Diccionario de historia natural de las islas canarias. Indice alfabético descriptivo de sus tres reinos: animal, vegetal y mineral. — Edited and commented by M. Alvar. Mancomunidad de Cabildos de Las Palmas, Las Palmas de Gran Canaria.

Vlásak, P. & J. Niethammer (in press): *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) — Gartenspitzmaus. — In: Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 3 (J. Niethammer & F. Krapp, eds.). — AULA, Wiesbaden.

Vogel, P. (1988): Taxonomical and biogeographical problems in Mediterranean shrews of the genus *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) with reference to a new karyotype from Sicily (Italy). — Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 79: 39—48.

— & T. Maddalena (1987): Note sur la répartition altitudinale et la fréquence de la musaraigne musette (*Crocidura russula yebalensis*) au Maroc. — Mammalia 51: 465—467.

Obdulia M^a Molina, Jardín Botánico Canario, Aptd. Correos, 14 de Tarifa Alta, 35017 Las Palmas de Gran Canaria, Islas Canarias, España. — Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1, B.R.D.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 99—107	Bonn, Juli 1989

Notes on the taxonomy and geographic variation of *Phaethornis bourcieri* (Aves: Trochilidae) with the description of a new subspecies

Christoph Hinkelmann

Abstract. *Phaethornis bourcieri* in the past has been treated as a polytypic species with two generally accepted subspecies, *bourcieri* and *whitelyi.* Their respective distributions have been a matter of intensive discussion. Examination of study skins from virtually all parts of the species' range revealed that no continuous, geographically-based differences exist in either colouration or measurements to support the validity of *whitelyi.* However, a slight, probably clinal decrease of the measurements is recognizable from E to W. Size differences are striking between the poorly-known populations from the E bank of the lower Rio Tapajós, Brazil, and the remaining populations. Thus, the isolated, S Amazonian, birds are separated as a new subspecies, *P. b. major.*

Key words. *Phaethornis bourcieri*, taxonomy, geographical variation, Trochilidae, new subspecies.

Introduction

Phaethornis bourcieri is a member of the hermit hummingbird subfamily (Phaethornithinae) inhabiting tropical rain forests between E Ecuador and Amapá, Brazil. Mainly confined to lowland sites north of the Amazon river, *P. bourcieri* occurs in terra firme forest up to 1600 m in the S Venezuelan Pantepui region (Meyer de Schauensee & Phelps 1978). Males and females do not differ in colouration, but males proved to have slightly larger bills and wings (Table 1). However, there seems to exist no difference in body masses between the sexes.

Relationships within the genus

Based on its straight bill, *Phaethornis bourcieri* was considered to belong to the "Ametrornis" group (Weske & Terborgh 1977). Reichenbach (1854) had introduced the name *Ametrornis* to accentuate the supposed close relationship with *P. philippii*, the only other straight-billed *Phaethornis* known at that time. The placement of *bourcieri* and *philippii* in a separate genus *Ametrornis* was followed by some authors, e. g., Cabanis & Heine 1860, Boucard 1895, and Simon 1921, whereas others (e. g. Salvin & Elliot 1873, Hartert 1900, Peters 1945) still regarded both as very closely related within *Phaethornis.* Based on morphological characters, however, *P. philippii* appears to be most closely related to the recently described, straight-billed *P. koepckeae* (Weske & Terborgh 1977). These latter species are the sister group of *P. syrmatophorus.* Apart from the strongly curved bill there are virtually no major differences between *P. syrmatophorus columbianus* and *P. koepckeae.* Thus, the existence of a straight bill in both *bourcieri* and *philippii/koepckeae* appears to be due to convergence. Based on morphology, *P. bourcieri*, however, is either the sister group to the monophyletic *P. superciliosus/malaris/longirostris* species group (these four species, in turn, represent the sister group to the *P. syrmatophorus/koepckeae/philippii* species group) or the sister group to all six species mentioned above. Because synapomorphic morphological characters within the possible systematic entity of *P. superciliosus/malaris/longirostris* and *P. bourcieri* are lacking, the position of this latter species cannot be determined with certainty (Hinkelmann 1988).

Material used for this investigation

A total of 149 museum specimens were examined, representing all major regions of the species' range. The study skins were kindly provided by the authorities of the following institutions (museum acronyms and number of specimens investigated):

American Museum of Natural History, New York, USA (AMNH; 42); Field Museum of Natural History, Chicago, USA (FMNH; 32); Louisiana State University Museum of Zoology, Baton Rouge, USA (LSUMZ; 25); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C., USA (USNM; 12); Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, The Netherlands (RMNH; 8); Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, USA (CMNH; 8); Delaware Museum of Natural History, Greenville, USA (DMNH; 4); Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, USA (MCZ; 4); The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, USA (ANSP; 3); Naturhistorisches Museum Wien, Austria (NHMW; 3); Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main, West Germany (NMFS; 2); Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia (UNCB; 2); Peabody Museum of Natural History, New Haven, USA (PMNH; 1); Übersee-Museum Bremen, West Germany (ÜMB; 1); Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, USA (UMMZ; 1); Zoologische Staatssammlung, München, West Germany (ZSM; 1).

Collecting localities of the specimens examined (for details or coordinates see gazetteers listed below):

Colombia (Paynter & Traylor 1981): Araracuara (0028 S, 7213 W; UNCB), Florencia (AMNH), Guamués (FMNH), Cerro de Mitú (= Las Guacamayas; FMNH), Morelia (AMNH, ANSP);

Ecuador (Paynter & Traylor 1977): Andoas (USNM), Avila (UMMZ, CMNH), Lago Agrio to Baeza (DMNH, PMNH), Limóncocha (MCZ, LSUMZ), Méndez (NHMW), Montalvo (ÜMB), Río Pucuno (MCZ), San José abajo (AMNH), Río Suno (AMNH);

Peru (Stephens & Traylor 1983): Apayacu (AMNH), Boca Río Curaray (AMNH), Calientillo, Contamana (FMNH), Huampami (LSUMZ), 157 km NNE Iquitos (LSUMZ), Río Kagka (LSUMZ), Libertad (LSUMZ), Maynas (NHMW), Quebrada Orán (5 km N Río Amazonas, 85 km NE Iquitos; LSUMZ), Puerto Galilea (FMNH), Puerto Indiana (AMNH), Urakusa (LSUMZ), Río Yanuyacu (LSUMZ);

Venezuela (Paynter 1982): Arabopó (AMNH), Brazo Casiquiare (AMNH), Chapazón (USNM), Chimantá-tepui (FMNH), Cerro Duida (AMNH), Cerro de La Neblina (AMNH, FMNH), Boca Río Ocamo (AMNH), San Carlos de Río Negro (FMNH), Cerro Urutaní (AMNH), Cerro Yapacana (LSUMZ);

Brazil (Friedmann 1948, Haffer 1974, Novaes 1974): Rio Amapari (USNM), Rio Cauabury (USNM), Caxiricatuba (MCZ), Manacapurú (CMNH), Marabitanas (NHMW), Porto Platón (USNM), Salto do Huá (USNM), Serra do Navio (USNM), Tatú (AMNH), Tonantins (CMNH);

Guyana (Stephens & Traylor 1985): Courantyne River (FMNH), Kamakusa (AMNH, ZSM, NMFS), Merume Mountains (AMNH, FMNH), Minnehah Creek (AMNH);

Surinam (Stephens & Traylor 1985): Baruba Creek (RMNH), Kayser Gebergte Airstrip (FMNH), Lelydorp (MCZ), Lely Gebergte (RMNH), Neger Kreek (RMNH), Paloemeu (FMNH, RMNH), Raleigh Vallen (RMNH), Rama (RMNH), Zanderij (RMNH);

French Guiana (Stephens & Traylor 1985): Approuague (AMNH), "Cayenne" (AMNH, NMFS), Tamanoir (CMNH).

Table 1: Linear character measurements and body masses of *Phaethornis bourcieri bourcieri* (incl. "*whitelyi*") specimens.

	♂					♀					♂ – ♀	
	n	$\bar{x}$	s	Min	Max	n	$\bar{x}$	s	Min	Max	p	Si
BL [mm]	76	32.70	1.08	30	35	63	31.17	1.39	28.5	35	3.06-10	+
WL [mm]	78	58.28	1.25	56	61	66	54.64	1.60	50	59	0	+
TL* [mm]	71	35.20	3.27	29	42	57	36.01	2.68	31	42	0.16	—
BM** [g]	20	4.26	0.35	3.9	5.0	21	4.15	0.43	3.6	5.0	0.19	—

BL = bill length; WL = wing length; TL = tail length; BM = body mass.

* tail measurements indicate the shortest distance between the tips of the outermost (V) and central (I), i. e., longest feathers; in case of differences between left and right half, the left side was taken for calculation.

** body mass data were taken from freshly collected specimens as indicated on their labels.

n = number of measurements; $\bar{x}$ = mean; s = standard deviation; Min = minimal value; Max = maximal value.

p = two-tailed probability; significance level (Si) fixed at $p < 0.001$ = +; n. s. = —.

Results

Type locality

Phaethornis bourcieri was described by Lesson (1832) as "*Trochilus bourcieri*" from "Brésil". Berlepsch (1908) regarded this origin not only as inaccurate but also as a mistake and replaced the type locality to Cayenne, French Guiana: ". . ."Brésil"-errore!-hab. substit. Cayenne." This statement obviously was overseen by Griscom & Greenway (1941) who restricted the type locality to the Rio Tapajós, and later by Friedmann (1948) who proposed Caxiricatuba, Rio Tapajós as a more exact type locality, as well as by Peters (1945) who indicated "Brazil". As will be shown below, all populations occurring north of the Amazon and in the E Andean lowlands exhibit neither geographically based variation of the colouration nor any major size variation and are thus treated as a single subspecies. Due to Berlepsch's (1908) restriction of the type locality, these are to be designated as *P. bourcieri bourcieri.*

Taxonomy

Unfortunately, Lesson (1832) described the species as bearing a slightly curved ("peu recourbé") bill which is also recognizable on his colour plate (Pl. 18). Consequently, Pelzeln (1871) regarded a similar, although slightly larger bird with an entirely straight bill collected by J. Natterer at Marabitanas, Rio Negro, Brazil, as a distinct species and named it *Ametrornis abnormis* (based on field notes of Natterer, Reichenbach [1854] had already used this name as a nomen nudum). Salvin & Elliot (1873), Salvin (1892), and Hartert (1900) later confirmed the identity of *abnormis* as a synonym of *bourcieri.*

Until present, *P. bourcieri* was considered to be separable in two subspecies, their ranges being a topic of numerous discussions. These started with the description of *Phaethornis whitelyi* from Guyana (formerly British Guiana) by Boucard (1891). As stated by the author, the new species differs from *P. bourcieri* in the dorsal colouration as well as in having rufous grey instead of white underparts. Recognizing that in *P. bourcieri* the colouration of the back is indeed highly variable and that the underparts are never white, Boucard (1895) himself considered *whitelyi* a "darker variety" and thus a synonym of *bourcieri* which was confirmed by Hartert (1900) and Simon (1921). Chapman (1926) compared a small series of 12 birds from Ecuador with specimens from Guyana and concluded that the Ecuadorian birds are paler and less uniform below than those from Guyana. Stimulated by this note of an apparently geographic difference, Griscom & Greenway (1941) examined 22 specimens from various parts of the species' range and finally accepted the subspecies *P. b. bourcieri* (Rio Tapajós, Peru, Ecuador, Colombia, and possibly the upper Rio Negro, Brazil) and *P. b. whitelyi* (British Guiana, Surinam, S Venezuela). *P. b. whitelyi* differed from *P. b. bourcieri* "in being much less white and grey below, the underparts almost uniform pale mouse brown, paler on chin, throat and belly, instead of whitish and greyish with a faint brownish tinge on the sides". Specimens from SE Colombia (Caquetá) were regarded as intermediate (Griscom & Greenway 1941). Peters (1945) listed two valid subspecies: *P. b. bourcieri*, distributed in E Ecuador, adjacent Peru, and in the Amazonian lowlands of Brazil towards the Rio Tapajós, and *P. b. whitelyi* from SE Colombia, S Venezuela, the Guyanas, and probably from the upper Rio Negro without considering the priority of *abnormis* Pelzeln. Although later examinations of morphological characters within the species yielded different results with respect to the subspecies' distributions, Peters' (1945) point of view was generally accepted until today (e. g., Mayr & Phelps 1967, Pinto 1978, Grantsau 1988).

Investigating the avifauna of S. Venezuela and adjacent Brazil, Friedmann (1948) was not able to assign *P. bourcieri* from that area to either *bourcieri* or *whitelyi* without doubt. If *whitelyi* is to be regarded as a valid subspecies, he suggested to define its range according to Peters (1945). He, however, also disregarded the priority of *abnormis* (see above). Zimmer (1950) accentuated that the specimen collected by Natterer at the upper Rio Negro (*Ametrornis abnormis* Pelzeln, 1871) has greater affinities with *bourcieri* than with *whitelyi*. Furthermore, he found no differences between specimens from Ecuador and Peru on the one hand and those from S Venezuela and adjacent Brazil on the other hand. Thus, he concluded that if *whitelyi* is a valid subspecies that its range is to be confined exclusively to the Guyanas. A specimen from SE Colombia, however, "shows a close approach to *whitelyi*, but others from the same locality (La Morelia) do not" (Zimmer 1950). Dickerman & Phelps (1982) regarded *P. b. whitelyi* as confined to the eastern Pantepui region (SE Venezuela and adjacent Guyana) without mentioning specimens from Surinam or French Guiana. Birds from the Cerro Urutaní (along the SE Venezuelan border with Brazil), however, differ "in having well-marked paler midthroat streakings, and greyer, less buffy underparts" representing the easternmost known specimens of the nominate race, *P. b. bourcieri* (Dickerman & Phelps 1982). In fact, birds from the lower Rio Tapajós (type locality suggested by Griscom & Greenway 1941, and Friedmann 1948) as well as specimens from Amapá, Brazil (USNM), are usually considered nominate *bourcieri* in contrast to Novaes (1974) who listed specimens from Amapá as *P. b. whitelyi*. Meyer de Schauensee & Phelps (1978) limited the range of *whitelyi* in Venezuela to N Amazonas and SE Bolívar considering the Cerro Duida populations as *bourcieri* which were explicitly referred to *whitelyi* by Peters (1945). Recently, Cracraft (1985) regarded *P. b. whitelyi* and *P. b. bourcieri* as endemic taxa of the "Gran Sabana Subcenter" and the "Duida Subcenter" of the "Pantepui Center", respectively; both areas are limited almost entirely to S and SE Venezuela.

Geographical variation

Examination of large numbers of specimens from virtually all parts of the species' range revealed that the differences in colouration are not associated with geographical distribution. Side-by-side occurrence of typical *bourcieri* colourations (greyer, less buffy underparts; more or less well-defined whitish midthroat streaking) as well as the *whitelyi* colourmorphs (buffier, less greyish underparts; a lighter midthroat area, not definable as a stripe, fades into the dark colouration of the underparts) (first reported by Zimmer 1950) is observable in various parts of the species' range, e. g. in SE Colombia, E Ecuador, NE Peru, S Venezuela, Surinam, and Amapá, Brazil. Thus, the separation of any subspecies based exclusively on colouration does not seem to be possible. On the other hand, it is difficult to determine if these morphological differences are based on age or individual variation. It is evident, however, that they are not sex-dependant.

Whereas there is no geographically-correlated colour variation in *P. bourcieri*, the species exhibits pronounced differences in some linear measurements. In order to discover possible geographical correlations, specimens were assigned to seven "population groups" (Fig. 1) which were tested against each other. The analysis showed a slight, probably clinal, decrease of mensural characters of populations from E to W (Table 2).

Unfortunately, no birds from the Manaus area (Willis 1977) were available for examination. However, the single specimen from Manacapurú (CMNH 98355) does not differ from NW Brazilian birds (population group 3). These localities represent the only collecting sites known from the ornithologically poorly investigated N Amazonian Brazil (unhatched area between the population groups 3, 4, 5, and 6; Fig. 1).

Although the scarcity of specimens examined (n = 2 ♂) prevented statistical confirmation, the isolated S Amazonian populations from the E bank of the lower Tapajós in Brazil (population group 7) clearly exceed the variation of bill and wing measurements found in all remaining populations of the species (Fig. 1). When comparing the Tapajós specimens with larger series of conspecifics from other areas, their general larger size is obvious at first glance. To accentuate the size difference, the birds from the E bank of the lower Rio Tapajós are separated from the remaining populations as:

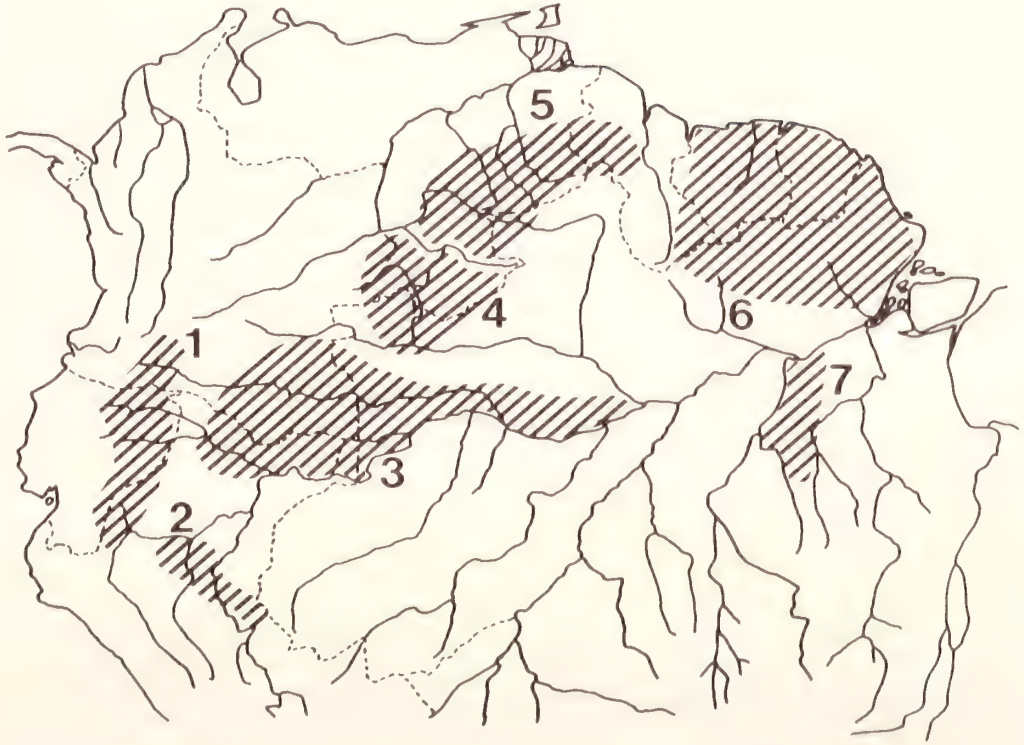
Phaethornis bourcieri major subspec. nov.

Type: MCZ 173642, ♂, Caxiricatuba, Rio Tapajós, Brazil; leg. A. M. Olalla, August 4, 1932.

Diagnosis: Specimens of this subspecies exhibit "typical *bourcieri*" colouration, i. e. a brownish grey throat and breast as well as a more or less defined whitish chin and midthroat streaking. Males are distinctly larger than those of the remaining populations (Fig. 1). This is particularly evident in the measurements of bill and wing. Females could not be investigated. Probably due to the limited knowledge of the *major* populations at the moment, the "*whitelyi*" colouration cannot be confirmed in this subspecies.

Distribution: Collecting localities along the E bank of the lower Tapajós are Ca-

PG = population group
BL = bill length [mm]
WL = wing length [mm]
TL = tail length* [mm]
n = number of measurements
$\bar{x}$ = mean
s = standard deviation
Max = maximal value
Min = minimal value
* (for details of tail measuring see Table 1)



Subsp.			bourcieri						(n. ssp.)
PG			1	2	3	4	5	6	7
♂	BL	n	26	1	14	10	7	17	2
		$\bar{x}$	32.87	32.5	32.11	32.3	32.79	33.15	35.5
		s	0.74	—	1.32	1.11	1.63	0.93	0.71
		Max	34.5	—	34	34.5	35	34	36
		Min	31.5	—	30	31	30	30.5	35
	WL	n	25	1	14	11	8	18	2
		$\bar{x}$	57.92	58	57.86	58.86	58.69	58.61	62.75
		s	1.11	—	1.34	1.25	1.03	1.38	0.35
		Max	60	—	60.5	61	60	61	63
		Min	56	—	56	57	57	56	62.5
	TL	n	22	1	13	11	7	16	2
		$\bar{x}$	32.06	36	34.04	37.09	36.57	36.97	41.0
		s	2.52	—	3.14	2.12	3.46	3.09	1.41
		Max	38	—	39	41	40	42	42
		Min	29	—	30	35	32	33	40
♀	BL	n	30	0	9	5	7	12	0
		$\bar{x}$	31.4	—	30.11	30.0	30.43	32.33	—
		s	1.12	—	0.96	1.06	1.13	1.51	—
		Max	34	—	31.5	31	32	35	—
		Min	30	—	29	28.5	29	29	—
	WL	n	29	1	9	7	8	12	0
		$\bar{x}$	53.91	54.5	54.56	55.43	55.19	55.67	—
		s	1.43	—	1.13	2.37	1.56	1.07	—
		Max	56	—	56	59	59	57	—
		Min	50	—	53	53	52	54	—
	TL	n	25	1	7	7	6	11	0
		$\bar{x}$	35.02	38	34.57	35.86	37.83	38.09	—
		s	1.92	—	1.51	2.54	2.93	3.30	—
		Max	39	—	36	38	42	42	—
		Min	31	—	33	31	34	33	—

Fig. 1: Geographical variation of linear character measurements in *Phaethornis bourcieri* based on museum specimens.

Table 2: Comparison of linear character measurements within 7 population groups of *Phaethornis bourcieri* (see Fig. 1).

population group	BL							WL							TL						
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7
				♀							♀							♀			
1		--	++	+	-	+	--		--	-	-	+	++	--		--	-	-	+	+	--
2	--		--	--	--	--	--	--		--	--	--	--	--	--		--	--	--	--	--
3	-	--		-	-	++	--	-	--		-	-	+	--	-	--		-	-	+	--
4	-	--	-		-	++	--	+	--	-		-	-	--	++	--	+		-	-	--
5	-	--	-	-		+	--	-	--	-	-		-	--	+	--	-	-		-	--
6	-	--	+	+	-		--	-	--	-	-	-		--	++	--	-	-	-		--
7	--	--	--	--	--	--		--	--	--	--	--	--		--	--	--	--	--	--	
			♂							♂							♂				

Results are based on the non-parametric Mann-Whitney-U-test; comparisons were made with at least 4 measurements.
-- = n <4, not tested; - = n. s.; + = $p < 0.05$; ++ = $p < 0.01$; BL = bill length; WL = wing length; TL = tail length (for details of tail measuring see Table 1).

xiricatuba (MCZ), Miritituba (CMNH), Tucunaré and Rio Jamauchim (= Rio Jamauxim; Ruschi 1961).

Griscom & Greenway (1941) were the first to report on the bird collected by A. M. Olalla and designated "Rio Tapajoz" as a restricted type locality for the nominate form instead of Lesson's (1832) "Brésil" without mentioning the remarkable size difference; Friedmann (1948) suggested Caxiricatuba as a precise locality.

Griscom & Greenway (1941) in addition accentuated that the species "has been completely overlooked in our area". This is confirmed by a specimen from Miritituba (CMNH 77539) which Todd (1942) reported as being "*Phaethornis muelleri*" (= *P. superciliosus*). Thus, the obviously unique specimen from the lower Rio Tapajós area known at that time induced Zimmer (1950) to question the correctness of the collecting locality, and to propose to treat the restricted type locality Aramanay (sic, confusion with Caxiricatuba) as doubtful. Finally, Ruschi (1961) reported on additional localities from the area that were confirmed by Eisenmann (in Meyer de Schauensee 1966). Haffer (1978, 1988) listed *P. bourcieri* among the "Northern Amazonian birds" that were able to cross the stream in the estuary region.

Acknowledgements

I am deeply indebted to the authorities of the museums listed above for providing me with specimens in their care. For discussions on the geographical variation in *Phaethornis bourcieri* I would like to thank R. W. Dickerman and K.-L. Schuchmann. The Deutscher Akademischer Austauschdienst provided a study grant to examine hummingbird specimens in the United States of America. Mathias Lang kindly helped with the English.

Zusammenfassung

Untersuchungen zur Merkmalsvariation des Schattenkolibris *Phaethornis bourcieri* ergaben, daß eine geographisch determinierbare Variation der Gefiederfärbung nicht existiert und die bislang als *P. b. whitelyi* bezeichneten Populationen, deren Gesamtverbreitung sehr uneinheitlich behandelt wurde, keine subspezifische Trennung rechtfertigen. Demgegenüber ließ sich eine leichte, möglicherweise klinale Größenzunahme linearer Meßstrecken von Westen nach Osten feststellen, deren Ausmaß allerdings nicht die Abtrennung einer validen Unterart ermöglicht. Deutlich größer als Individuen aller übrigen Populationen sind jedoch

die südlich des Amazonas am Ostufer des Tapajós lebenden Vögel, worauf hier durch die Beschreibung als neue Subspecies, *P. b. major*, aufmerksam gemacht wird.

References

Berlepsch, H. (1908): On the birds of Cayenne. — Novit. Zool. 15: 261—324.

Boucard, A. (1891): Notes on rare species of Humming Birds and description of several supposed new species in Boucard's museum. — Humming Bird 1: 17—18.

— (1895): Genera of Humming Birds. — Humming Bird 5: 1—402.

Cabanis, J. & F. Heine (1860): Museum Heineanum. Verzeichnis der ornithologischen Sammlung des Oberamtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt; part 3. — Halberstadt.

Chapman, F. M. (1926): The distribution of bird-life in Ecuador. A contribution to a study of the origin of Andean bird-life. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 55: 1—729.

Cracraft, J. (1985): Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. — Pp. 49—84 in: Buckley, P. A., M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely & F. G. Buckley (Eds.): Neotropical ornithology. — Orn. Monogr. 39.

Dickerman, R. W. & W. H. Phelps, Jr. (1982): An annotated list of the birds of the Cerro Urutaní on the border of Estado Bolívar, Venezuela, and Territorio Roraima, Brazil. — Amer. Mus. Novit. 2732.

Friedmann, H. (1948): Birds collected by the National Geographic Society's expeditions to northern Brazil and southern Venezuela. — Proc. U. S. Nat. Mus. 97: 373—569.

Grantsau, R. (1988): Os beija-flores do Brasil. — Rio de Janeiro.

Griscom, L. & J. C. Greenway (1941): Birds of Lower Amazonia. — Bull. Mus. Comp. Zool. 88: 83—344.

Haffer, J. (1974): Avian speciation in tropical South America. With a systematic survey of the Toucans (Ramphastidae) and Jacamars (Galbulidae). — Publ. Nuttall Orn. Club 14.

— (1978): Distribution of Amazon forest birds. — Bonn. zool. Beitr. 29: 38—78.

— (1988): Vögel Amazoniens: Ökologie, Brutbiologie und Artenreichtum. — J. Orn. 129: 1—53.

Hartert, E. (1900): Trochilidae. Das Tierreich; part 9. — Berlin.

Hinkelmann, C. (1988): Taxonomie, geographische Variation und Biogeographie der Gattung *Phaetornis* (sic) (Aves, Trochilidae). — Ph. D. thesis, University of Bonn.

Lesson, R. P. (1832): Les Trochilidées ou les Colibries et les Oiseaux-Mouches. — Paris.

Mayr, E. & W. H. Phelps, Jr. (1967): The origin of the bird fauna of the South Venezuelan highlands. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 136: 269—336.

Meyer de Schauensee, R. (1966): The species of birds of South America and their distribution. — Narberth.

— & W. H. Phelps, Jr. (1978): A guide to the birds of Venezuela. — Princeton.

Novaes, F. C. (1974): Ornitologia do Território do Amapá; part 1. — Publ. Avuls Mus. Goeldi 25.

Paynter, R. A., Jr. (1982): Ornithological gazetteer of Venezuela. — Cambridge.

— & M. A. Traylor, Jr. (1977): Ornithological gazetteer of Ecuador. — Cambridge.

— & — (1981): Ornithological gazetteer of Colombia. — Cambridge.

Pelzeln, A. von (1871): Zur Ornithologie Brasiliens. Resultate von Johann Natterers Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. — Wien.

Peters, J. L. (1945): Check-list of birds of the world; part 5. — Cambridge.

Pinto, O. (1978): Novo catálogo das aves do Brasil. — São Paulo.

Reichenbach, L. (1854): Aufzählung der Colibris oder Trochilideen in ihrer wahren natürlichen Verwandtschaft, nebst Schlüssel ihrer Synonymik. — J. Orn. 1, Suppl.: 1—24.

Ruschi, A. (1961): Trochilideos do Brasil. — Bol. Mus. Biol. Prof. Mello-Leitão, Biol. 12.

Salvin, O. (1892): In: Salvin, O., & E. Hartert: Catalogue of the Picariae in the collection of the British Museum. Catalogue of birds of the British Museum, part 16. — London.

— & D. G. Elliot (1873): Notes on the Trochilidae. The genus *Phaethornis*. — Ibis, Ser. 3, 9: 1—14.

Simon, E. (1921): Histoire naturelle des Trochilidae (Synopsis et catalogue). — Paris.
Stephens, L. & M. A. Traylor, Jr. (1983): Ornithological gazetteer of Peru. — Cambridge.
— & — (1985): Ornithological gazetteer of the Guianas. — Cambridge.
Todd, W. E. C. (1942): List of the hummingbirds in the collection of the Carnegie Museum. — Ann. Carnegie Mus. 29: 271—370.
Weske, J. S., & J. W. Terborgh (1977): *Phaethornis koepckeae*, a new species of hummingbird from Peru. — Condor 79: 143—147.
Willis, E. O. (1977): Lista preliminar das aves da parte noroeste e áreas vizinhas da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. — Rev. brasil. Biol. 37: 585—601.
Zimmer, J. T. (1950): Studies of Peruvian birds No. 55. The hummingbird genera *Doryfera*, *Glaucis*, *Threnetes*, and *Phaethornis*. — Amer. Mus. Novit. 1449.

Dr. Christoph Hinkelmann, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 109—121	Bonn, Juli 1989

Notes on four weevils in the tribe Cionini (Coleoptera: Curculionidae) associated with *Scrophularia nodosa* L. (Scrophulariaceae)

Part I: Biology and ecology of the weevils

Martin Räther

Abstract. The biology of the curculionids *Cionus hortulanus*, *C. scrophulariae*, *C. tuberculosus*, and *Cleopus pulchellus*, all associated with *Scrophularia nodosa*, is described. All developmental stages are registered. Figures demonstrate the life-cycle of the weevils; observations on the behaviour are mentioned. The chronological succession is demonstrated by curves of emergence. Parasitoid records are given.

Key words. *Cionus* spp., *Cleopus pulchellus*, Coleoptera, Curculionidae, phytophagous insects, *Scrophularia nodosa*.

Introduction

In contrast to the internal larval feeding, usual for curculionids, the yellow, slug-like larvae of the tribe Cionini are oligophagous, external feeders of some Scrophulariaceae. Around Kiel (northern Germany) *Scrophularia nodosa* and *S. aquatica* are the main host plants of both the adults and the larval stages of *Cionus hortulanus* (Geoff.), *C. scrophulariae* (L.), *C. tuberculosus* (Scop.) and *Cleopus pulchellus* (Herbst). The anatomy and morphology of these figwort weevils and preliminary notes on their biology have been described at the end of the last century; the results were presented in a monograph by Wingelmüller (1937). Scherf (1964) described the bionomy and morphology of the larval stages. Brief biological notes on some species were given by Cawthra (1957) for Scotland. More recently, Cunningham (1974, 1979) and Read (1976, 1977) studied the biology of some Cionini in England.

This paper is based on a study of the field ecology of all phytophagous insect species feeding on *S. nodosa* in Sleswick-Holstein. The biology of the parasitoids associated with the weevils and their influence on the hosts will be presented in the second part of this paper.

Material and Methods

Host plant: *Scrophularia nodosa* is a perennial and overwinters as a nodular, horizontal rhizome. At the end of April, the glandular stems grow to a height of 40—100 cm, exceptionally to 150 cm. The glabrous leaves have a short petiole and a serrated margin. About 50 purple-brown flowers develop from the end of June onwards in stalked panicles. The fruits are broadly ovoid capsules containing some hundred small, black seeds. *S. nodosa* tissues contain several flavones and glycosides which seem to be feeding deterrents. Only some phytophagous specialists accept *S. nodosa* as food source; occasionally a few polyphagous insects are also to be found. *S. nodosa* is not common, but its distribution covers the whole of Europe and parts of Asia. In northern Germany it occurs along shores, river banks, and in scrubs, but mainly in wet, nitrogen-rich forests. It is often associated with stinging nettle, *Urtica dioica*.

Field experiments: Weevil material was collected from the end of April to the end of October 1986. Plants standing on clearings were not attacked. Therefore, all four sampling areas were moist, shaded forests (mainly beech) in the vicinity of Kiel (10° East, 54° North). The sampling sites were controlled at weekly intervals. Observations on the copulation behaviour and oviposition were made in the field. The feeding damage caused by the weevils was determined as well as details of their life-cycle and biology. The cocoons, which the weevils spin for pupation, were collected quantitatively, and reared individually in small glass tubes, closed with moist cellulose paper. The emergence was controlled daily. The weevils emerging were marked with fluorescence powder and released at selected sites for recapture experiments.

Laboratory rearings: For oviposition experiments, some *Cleopus pulchellus* and *Cionus tuberculosus* adults were kept in Petri-dishes on moist filter paper. They were supplied daily with 3—4 fresh leaves of *S. nodosa.* The eggs laid and the number of egg cavities prepared were recorded at intervals of 24 hours. Laboratory oviposition by *C. scrophulariae* and *C. hortulanus* could not be studied, because these species lay their eggs into the buds, which decay very fast under laboratory conditions.

First instar larvae of all species were collected in the field and reared individually in Petri-dishes under constant conditions (20 °C, 16 h light), to determine the duration of the developmental stages of each of the four species. The number of instars was determined by measuring the width of the head capsule as defined by the distance of the stemmata under a stereo-microscope. Living larvae of the different species cannot easily be separated. Thus the length and width of cocoons were measured in order to discriminate between the species, especially to make correct host records for the parasitoids emerging from the cocoons.

Biology of the species investigated

Cleopus pulchellus (Herbst)

Eggs: After hibernation, maturation, and copulation the females lay their eggs in cavities which are made at random at various places on the leaf, excluding the venes. To form egg-cavities the female eats a hole from the lower surface through the epidermis and excavates the mesophyll as far as its rostrum reaches. The upper and lower epidermis is not punctured. After finishing the cavity the female turns around and introduces the ovipositor through the hole. One to five eggs are laid into one cavity. The delicate eggs are semitransparent, yellow-white and oblong (the morphometric data are presented in Tab. 1). The cavity is not sealed. The time for building the cavity and for oviposition takes between 55 to 95 minutes. A field collected female laid about 286 eggs during a period of 23 days, i. e. on average almost 12 eggs per day. A mean number of 6.6 cavities were prepared per day, containing 1.8 eggs on average.

Larval instars: The creamy whitish first instar larvae of *C. pulchellus* hatch after 6—7 days, the egg membrane is not consumed. The dark-brown head capsule appears about one day before hatching, the typical mucous body-cover of the Cionini forms shortly after the larvae start feeding. The larvae feed aggregated at the lower surface of the leaves, removing the epidermis and the mesophyll despising the venes. The upper epidermis remains entire, the feeding holes have the appearance of windows. At this stage the colouration changes to yellow; larvae consuming the purple lips of the flowers appear in that colour. The third and last larval instars cause most of the damage, they also produce "window" holes, leaving the upper epidermis untouched. Feeding is mainly on leaves, but scraping on buds and stems also occurs.

Table 1: Morphometric data of the developmental stages and duration of development.

	Cleopus pulchellus	*Cionus scrophulariae*	*Cionus tuberculosus*
		Egg	
Length (mm) ± S. E. (mm)	0.76 ±0.05	0.85 ±0.05	0.82 ±0.06
Width (mm) ± S. E. (mm)	0.39 ±0.03	0.45 ±0.05	0.42 ±0.04
Number measured	48	33	100
Duration of development (days at 20° C)	6−7	6−8	5−8
		First larval instar	
Diameter of head capsule (mm) ± S. E. (mm)*)	0.22 ±0.01	0.28 ±0.02	0.29 ±0.03
Number measured	22	24	30
Duration of development (days at 20° C)	4−5	4−6	3−4
		Second larval instar	
Diameter of head capsule (mm) ± S. E. (mm)*)	0.33 ±0.02	0.43 ±0.01	0.46 ±0.02
Number measured	24	18	30
Duration of development (days at 20° C)	2−4	2−4	2−3
		Third larval instar	
Diameter of head capsule (mm) ± S. E. (mm)*)	0.48 ±0.03	0.72 ±0.02	0.72 ±0.03
Number measured	54	15	30
Duration of development (days at 20° C)	6−12	7−10	5−8
		Cocoon	
Length (mm) ± S. E. (mm)	3.4 ±0.16	5.7 ±0.25	4.6 ±0.26
Width (mm) ± S. E. (mm)	2.3 ±0.11	4.5 ±0.34	3.5 ±0.18
Number measured	100	100	100
Duration of pupal development (days at 20° C)	10−14	9−13	8−11

*) Distance between larval stemmata

Feeding on the stems injures the vascular system and causes premature dessication of attacked plants.

While some activity of the larvae was observed during daytime, an observation during night-time (at 1 a. m.) revealed night activity and feeding of all immature instars of all Cionini. The adult weevils tend to hide during the day, and seem to be more active during night, too.

Pupae: For pupation *C. pulchellus* larvae descent on the main stem and spin an oval, amber cocoon a few millimetres below the soil surface. A few cocoons were formed on the lower leaf surface. For emergence the adults bite a circular opening at one end of the cocoon. A lid joined by a "hinge" tucks up before the young weevils emerge.

Adults: *C. pulchellus* is the smallest Cionini species (2.9−3.3 mm in length) occurring on *S. nodosa*. The adults are brown with black and white longitudinal stripes on the elytrae. The young adults make their way through the soil to the surface and

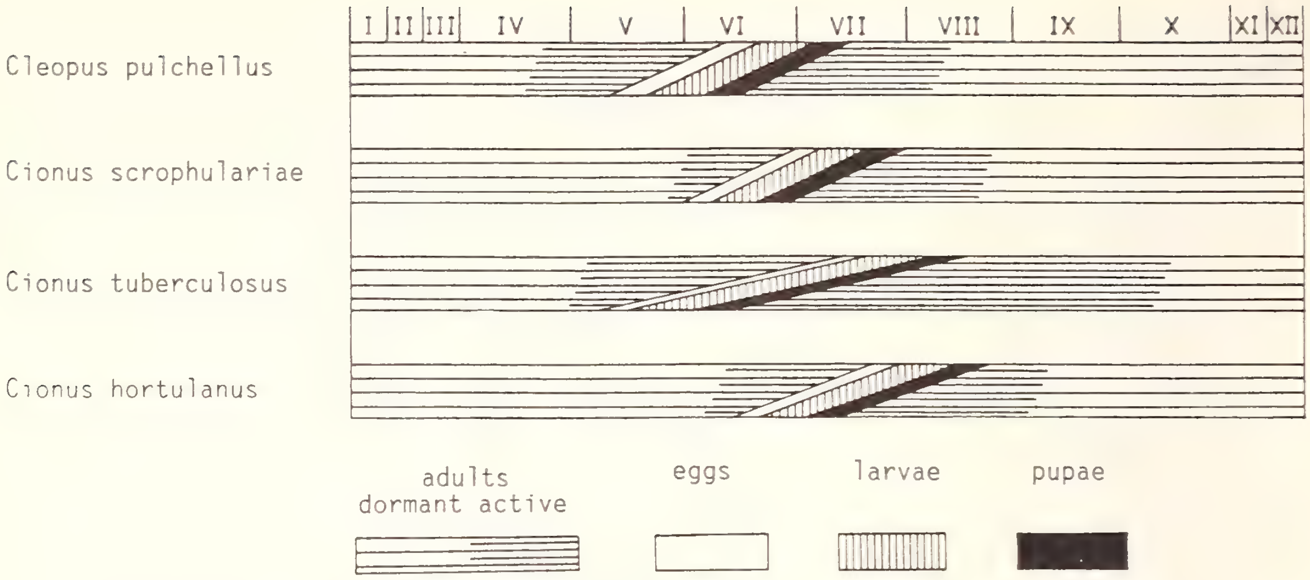


Fig. 1: Phenology of the Cionini species investigated.

start feeding in late June. They feed on *S. nodosa* until mid-August when they leave the plants for their hibernation quarters (Fig. 1).

It is very likely that the imagines of all Cionini species hibernate. The overwintering sites are not known, but, presumably, hibernation takes place below the bark of trees or in the leaflitter. In the laboratory, Cunningham (1979) used containers with moist sawdust of cork to keep imagines of *C. hortulanus* during winter. The overwintered *C. pulchellus* adults appear again at the end of April when *S. nodosa* shoots begin to grow. After a preoviposition period of about 10 days pairing starts. The male, apparently attracted by pheromones, touches the female with its antennae. For mating it climbs on the elytrae of the female; copulation can last for more than 30 minutes. If the female is not ready for mating it shakes its abdomen vigorously until the male leaves. After successful mating the female soon starts with oviposition. The total life-span for *C. pulchellus*, as for the other Cionini, is about one year. In northern Germany *C. pulchellus* was found to have only one generation per year, in warmer regions two generations might be possible (Read 1976).

Parasitoids: No parasitoids of the eggs or adults of any Cionini species were found. As a larval-pupal parasitoid of *C. pulchellus* a few individuals of the gregarious eulophid *Entedon zanara* (Walker) were reared.

Cionus scrophulariae (Linné)

Eggs: The overwintering adults appear again from the beginning of June to mid-July. They need some days for maturation feeding; the mating behaviour of all *Cionus* species is analogous to *C. pulchellus*. The females lay their eggs exclusively into a cavity gnawn into developing flower buds. A small hole is eaten at the base of the bud, then the female excavates an oblong cavity removing a portion of the ovary as deep as its rostrum is long. Afterwards the female of *C. scrophulariae* turns around and deposits the delicate, yellow eggs (size see Tab. 1). After oviposition the hole is sealed with a plug of secrete or, possibly, feces, or both (Read 1977). This plug is first translucent and soft but dries out and hardens within a day, often changing to dark green or brown. Field observations indicate that two to three hours are needed for building the cavity, oviposition and sealing. Field collected flower buds contained on average 4—9 eggs within each cavity, with normally only one cavity per bud.

Larval instars: After hatching the first instar larvae start feeding on the content of the buds. Later, they eat through the bud wall, and start to consume externally various parts of the plant, i. e. leaves, buds and seed heads. The early stages avoid eating the small venes of the leaves, just feeding the top layer of cells on the lower side of the leaves. Third instar larvae were observed to feed on venes, mid-rips and main stems as well, but predominately on buds and seed heads. The larvae feeding on buds and seed heads change their colouration, probably caused by plant contents, to reddish-brown or purple. They produce large, open holes on leaves and destroy most of the seed heads of the attacked plants. Several plants attacked by *C. scrophulariae* produced new, but smaller buds later (in September). However, these seed heads contain only a few seeds.

Pupae: Mature third instar *C. scrophulariae* larvae tend to climb the upper parts of the plants. They loose their mucous covering, the boundaries of the segments can now be seen for the first time. They spin oval yellowish-brown cocoons which look in size and colour like ripening seed heads. Up to 35 individuals per plant were found in clusters between the buds. Occasionally some cocoons were found at the under side of the leaves. Details on the construction of the cocoon can be found in Cox (1951).

In the cocoons the heads of the developing adults are pointing downwards. After the last moult the young weevils harden inside the cocoon. They bite with their mandibles, perhaps supported by an enzyme produced by the rostrum, a circular opening into the bottom of the cocoons, the lid tucks up, and the young adults crawl onto the plant.

Adults: The young adults can be found between the end of July to mid-August. *C. scrophulariae* is the largest Cionini species, its length being about 4.5 mm with no difference between the sexes. The basic colour is greyish brown covered with white and black hairs and scales, the whole upper thorax bears yellow brown hairs. The front and apex of the elytrae bear a black spot surrounded by white hairs; these are the characteristical marks of *Cionus* species. The adults feed on leaves and stems producing round open holes often surrounded by green frass. Like *Cleopus*, the *Cionus* species overwinter as adults. However, so far no overwintering sites have been found. *C. scrophulariae* has a single generation a year.

Scott (1937) noticed *C. scrophulariae* feeding on the South African plant *Phygelius capensis* and Williams (1974) found some adults feeding on a *Buddleia* sp. However, these plants are no natural hosts but their acceptance by this oligophagous weevil species indicates a close relationship of these plant genera.

Parasitoids: Larvae of *C. scrophulariae* are heavily attacked by the gregarious eulophid *Entedon zanara*. At a single collection site cocoons were attacked by *Scambus buolianae* (Hartig), a polyphagous ichneumonid known as a primary parasitoid of the pupae of several tortricids.

Cionus tuberculosus (Scopoli)

Eggs: After hibernation as adult lasting till May, a maturation period, and mating, the females of *C. tuberculosus* prepare egg cavities in the petioles and mid-rips of the leaves. Feeding through a small hole they produce an oblong cavity. After excavation the females turn around and lay 1—4 eggs. Afterwards the hole is plugged with secrete which is apparently produced by the anal segment (Read 1977). At first the plug is yellowish-red; when it hardens it becomes translucent. The females need about 90 minutes for cavity building, oviposition, and sealing.

A field collected female laid about 165 eggs during a period of 39 days. The oval eggs are white and translucent. The chorion is delicate, and ruptures easily. On average 4.2 eggs were laid daily with 1.5 cavities built. A mean of 2.75 eggs were found per cavity. The female used in the experiment was collected in mid-May, it appears that it had already laid some eggs before collection. Read (1977) reports a higher fecundity. However, he used a single female, too, and the range of eggs laid may vary between the individuals of a species.

Larval instars: The yellowish-white first instar larvae are more convex than larvae of the other *Cionus* species. After hatching they eat a hole into the wall of the egg cavity and make their way to the lower side of the leaves. Feeding of the early stages occurs as scratches on the top layer of cells, mainly from the under surface of the leaves. Second and third instars eat round holes into the leaves, but avoid to consume thicker venes. Stems, buds and seed heads are also attacked, but leaves are clearly preferred. While the data of the head capsule width (Tab. 1) indicate that *C. tuberculosus* is the largest *Cionus* species, measurements of the body length and weight as well as the cocoon size show that *C. scrophulariae* is about one third larger.

Pupae: The mature larvae of *C. tuberculosus* loose their hyaline coating, and spin with their mouth parts ovoid cocoons on the lower side of the leaves. After some time the cocoons harden and their colour turns to amber. Pupation occurs within 1—3 days. The pupae are first white and active. Some days later melanisation begins. Shortly before emergence the pupae are completely coloured; they moult and the imagines harden inside the cocoons. Upon emergence the young adults bite a circular opening in the cocoon. The exuviae of the last instars and the pupae remain in the cocoon.

Adults: the adults of *C. tuberculosus* have a length of about 4.0 mm. Their elytrae are more convex than those of the other *Cionus* species. The basic colouration is brown, with white and black hairs and scales in longitudinal lines on the elytrae. Both sides of the thorax are covered with reddish brown hairs.

Between mid-June to early October, the young adults feed on the leaves and stems producing round, open holes. The imagines hibernate. Some individuals survived until the following summer when kept at 2 °C in a container with bark material and moist sawdust, verifying the life- span of about one year. At the beginning of May, when *S. nodosa* growth starts, the overwintered adults appear again. Laboratory rearings showed that most of these females oviposit until July, but some start with oviposition later, and egg laying occurs until September. Some individuals stop oviposition in June, resuming it in August. However, there is always only one generation a year, none of the freshly emerged females oviposited before hibernation which indicates a diapause requirement before maturation. The following spring, after a feeding period of about ten days, the ovarioles develop and pairing and oviposition begins. It is not easy to distinguish the sexes externally; dissected males of the different species can be recognised by the form of their penes (description by Wingelmüller 1937).

Parasitoids: The larvae and cocoons of *C. hortulanus* and *C. tuberculosus* cannot be separated because of their morphological and ecological similarity and equal size. Therefore, the parasitoids of both species have to be discussed together.

Both host species are attacked by a gregarious, internal larval-pupal parasitoid, the eulophid *Entedon cionobius* (Thomson). Also common is the solitary, external pteromalid *Habrocytus cioni* (Thomson) which successfully competes with the eulophid. Of much lower incidence are three indeterminable *Gelis* spp. and the polyphagous ichneumonids *Itoplectis alternans* (Grav.) and *Agrothereutes abbreviator* (Fabr.).

Cionus hortulanus Geoffrey

Eggs: According to Cunningham (1979), one or two yellow oval eggs are laid within the perianth of the buds. However, in captivity supplied only with leaves of *S. nodosa*, oviposition was observed freely on the container walls.

Larval instars: Besides several *Scrophularia* species, this figwort weevil also attacks various *Verbascum* species, especially *V. nigrum* L. (Grandi 1929; Cunningham 1974; Heidecker 1985). In the laboratory, fed with leaves of *S. nodosa*, the mortality of early instars was quite high. Hence, nothing can be said about the biology of the larval instars.

Cunningham (1979) noted that the muscous, hyaline covering of the Cionini should protect the animals from desiccation. In addition, it should be a protection against cannibalism which this author reported for all figwort weevils. However, although many individuals of different instars were reared together in Petri-dishes, cannibalism was never observed, even when the plant material was nearly completely consumed.

Pupae: Cunningham (1979) described the building of a cocoon for pupation as follows: “On reaching full size the larvae produce chitinous strands from the peritrophic membranes, which are voided and mixed with glutinous material of the hyaline coat. This flows around the larva, covering the ventral surface for the first time. The larva shapes the coat into an ovoid cocoon which hardens and tans to amber colour.” In the field, some cocoons of *C. hortulanus* were found on the lower side of the leaves, but most of them were in between the buds and seed heads. The cocoons are 4.8 ±0.25 mm long, their width is 3.6 ±0.17 mm (n = 50).

Adults: Cunningham (1979) suspects that an enzymatic secretion is applied by the tip of the rostrum for the openinmg of the cocoon, but Read (1977) describes the opening only with the use of the mandibles. The freshly emerged, young imagines are to be found between the end of June to mid-September. *C. hortulanus* is supposed to hibernate as adult. After overwintering the adults appear again between mid-

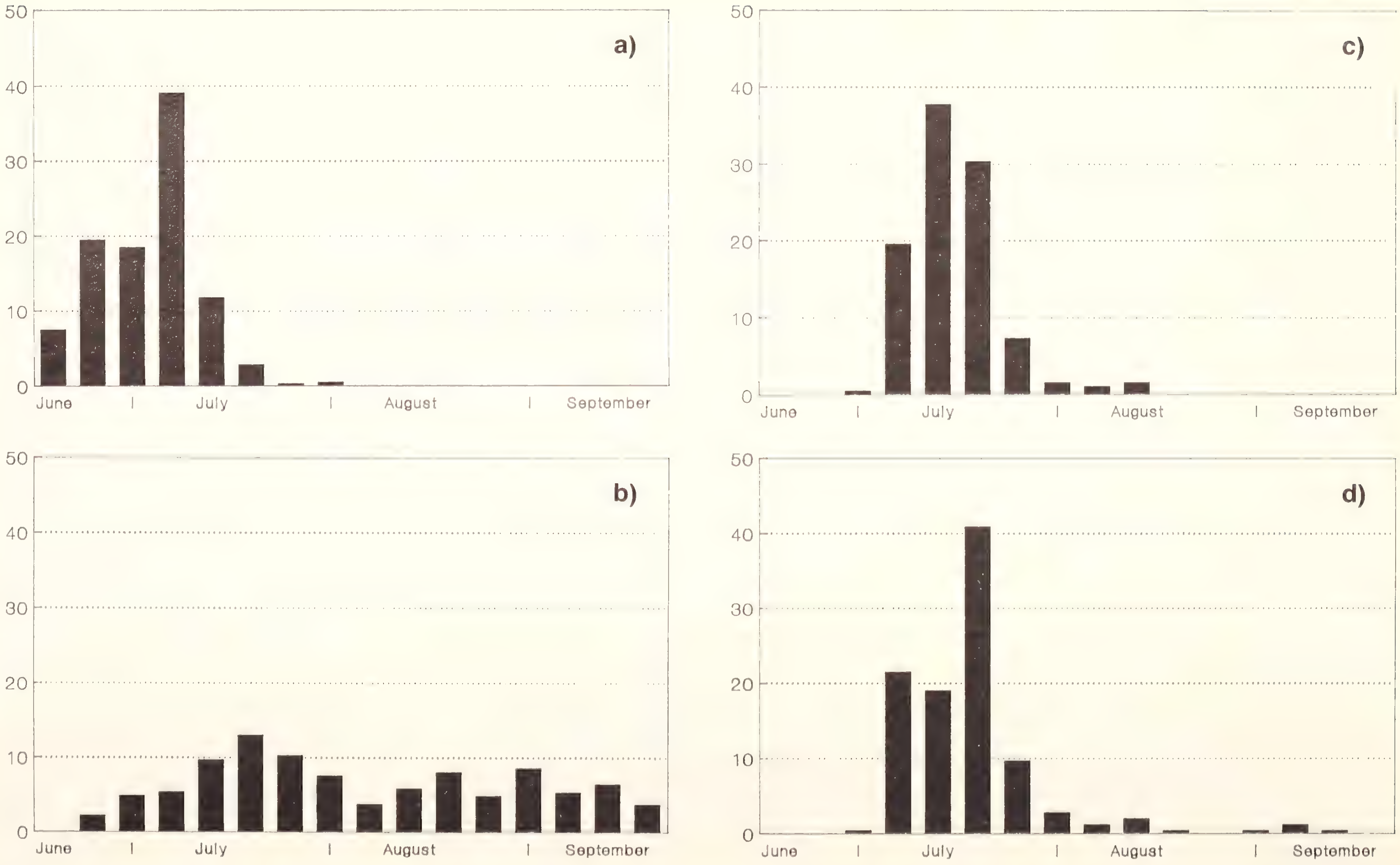


Fig. 2: a) Emergence of young adults of *Cl. pulchellus* (in %).
b) Emergence of young adults of *Ci. scrophulariae* (in %).
c) Emergence of young adults of *Ci. tuberculosus* (in %).
d) Emergence of young adults of *Ci. hortulanus* (in %).

June to August. After a pre-oviposition period of about one week they start egg laying.

C. hortulanus has the length of *C. tuberculosus* (4.0 mm) but is more oblong. The basic colouration is a greyish-green, spotted with white and black scales. On the elytrae they have the two characteristic marks of the *Cionus* species. While in northern Germany one generation was found, Cunningham (1979) reported the occurrence of two generations for England, but this seems rather doubtful.

Parasitoids: As the living larvae and the cocoons of *C. hortulanus* and *C. tuberculosus* cannot be differentiated, the parasitoids of both host species were mentioned in the previous section.

Ecological aspects of the weevil species investigated

Phenology: To assess the chronological succession of the weevils the results of emergence of all sampling sites were combined. The emergence of the young adults of the weevil species occurs separated, each species corresponding to a normal distribution (Fig. 2a—d).

The new generation of *Cleopus pulchellus* appears as earliest with a peak in the beginning of July (Fig. 2a). In the middle of July *Cionus scrophulariae* has its peak of emergence (Fig. 2b), and a little later *C. hortulanus* appears, a species which dominated at the end of July and is present in low numbers until September (Fig. 2d). *C. tuberculosus* is present all over the season, from the end of June to mid-September, reaching no real peak. The long period of its appearance and two waves in the emergence data (Fig. 2c) suggest the existence of two generations a year, as described for England by Read (1977). However, the laboratory rearings showed a very scattered oviposition period of this species and no oviposition of the young adults. This proves the occurrence of only one generation of *C. tuberculosus* in northern Germany, with an overlap of the parent- with their daughter-generation (Fig. 1).

Migration: 50 individuals of each species, marked with fluorescence powder were released at a defined site. At intervals of one week all adults available were collected on plants of *S. nodosa* in circular distances of 100 m, 200 m, and 300 m, respectively. However, only three *Cionus scrophulariae* (6 %) and two *C. tuberculosus* (4 %) could be recollected. Four individuals were found within one week at a distance of 100 m, a single *C. tuberculosus* was captured four weeks after release at the 300 m distance. The low rate of recapture might be explained by adult mortality, but probably most of the individuals had hidden during daytime or had gone into their hibernation quarters already. Field observations indicate that the Cionini do not fly very often. However, on hot days, some individuals were observed to fly for distances of about 10 meters landing on a *Scrophularia* plant or not far from it. The adults were observed to feed more actively during night and it is possible that the Cionini have a higher flight activity at twilight hours or during the night. The migration potential of the Cionini seems to be low, they prefer to stay at their location. Thus, some plants were heavily attacked, others, standing nearby, were not infested at all.

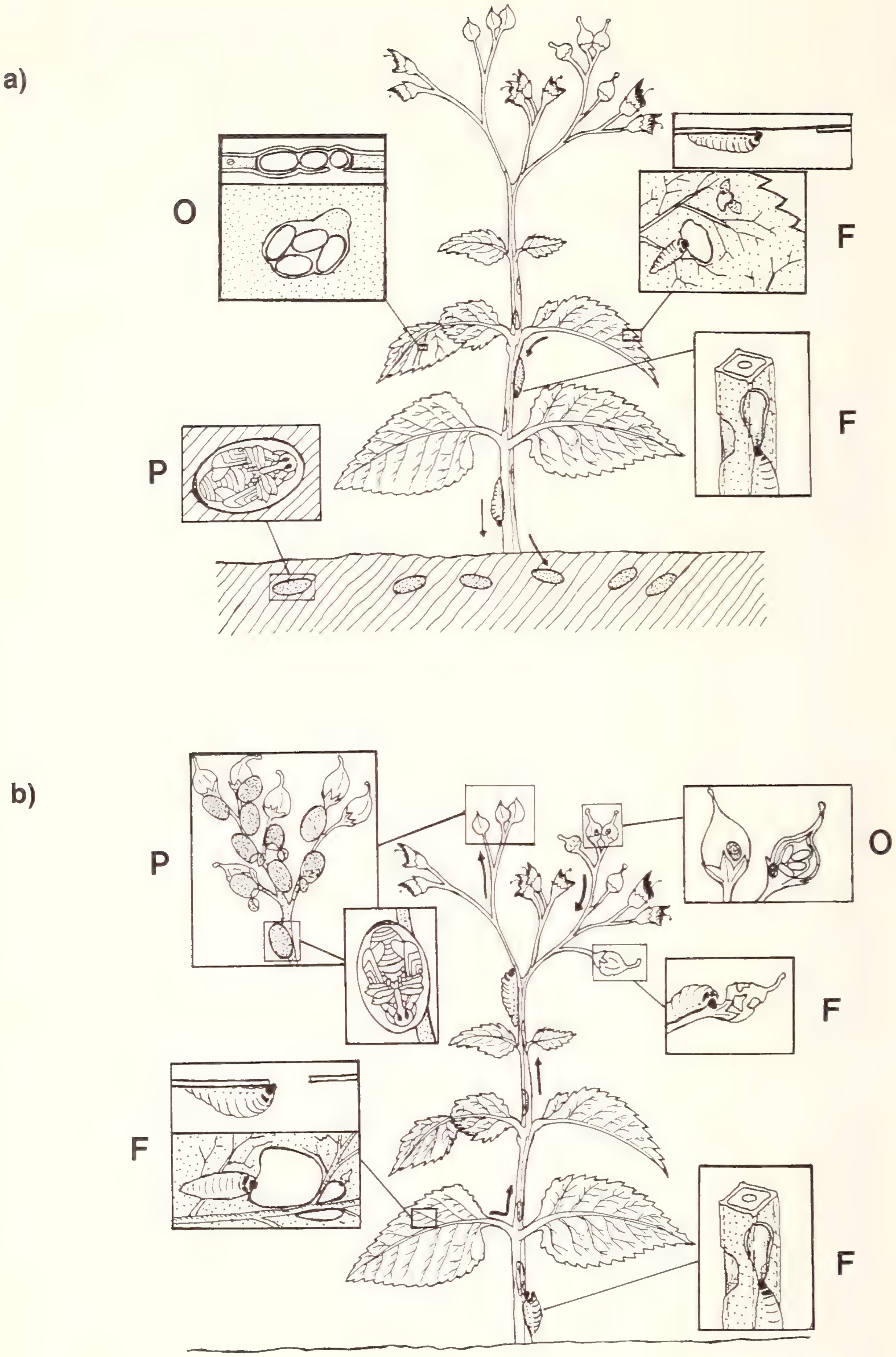
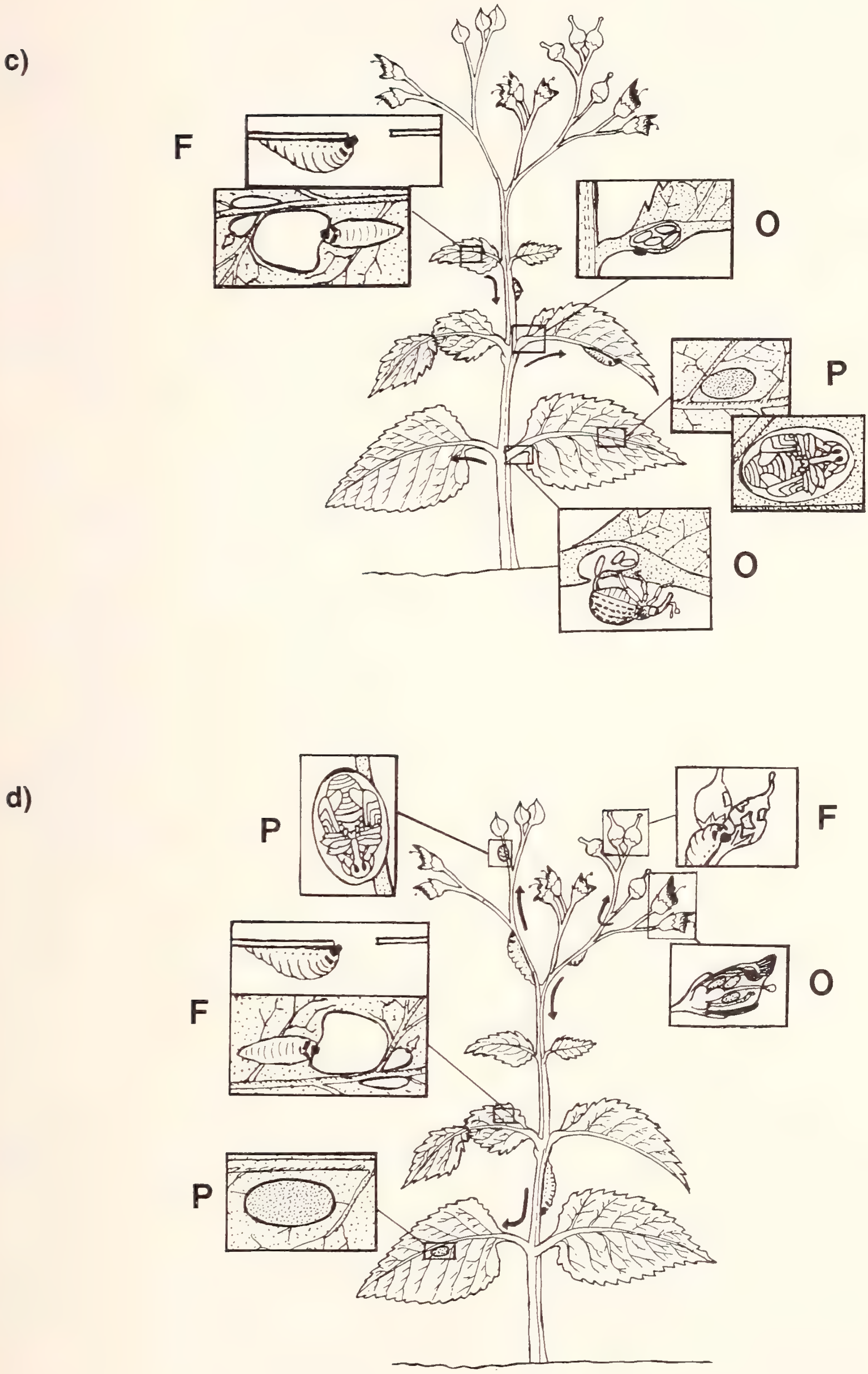

a)
O
F
F
P
b)
P
O
F
F
F

Fig. 3: a) Life-history of *Cl. pulchellus*. O = oviposition.
b) Life-history of *Ci. scrophulariae*. F = larval feeding.


c)
F
O
P
O
d)
P
F
O
F
P

c) Life-history of *Ci. tuberculosus*. P = pupation.
d) Life-history of *Ci. hortulanus*.

Distribution on the host plant: During their development the different life-stages of the four weevil species prefer and attack different parts of the plant (see Tab. 2; Fig. 3a, b, c, d). While there is some overlap in chronological succession, the use of different plant parts is a strategy that helps to avoid competition and to make optimal use of the food-source. If there is an overlap in the feeding habit the species that coexist do not occur at the same time (Fig. 2b, d) or in the same locality.

Table 2: Biological parameters of the Cionini.

	Cleopus pulchellus	*Cionus scrophulariae*	*Cionus tuberculosus*	*Cionus hortulanus*
Oviposition	Cavity in the leaf	Sealed cavity in the buds or seed heads	Sealed cavity in the leaf-midrips	free into the perianth
L 1	Scratches at the underside of the leaves	Scratches on the buds and seed heads	Scratches at the underside of the leaves	Scratches on the buds and seed heads
L 2	"Window"holes from the underside of the leaves	Holes on buds, seed heads and leaves	Holes in the leaves	Scratches on the buds and seed heads
L 3	"Window"holes from the underside of the leaves	Holes on buds, seed heads and leaves	Holes in the leaves	Scratches on the buds and seed heads
Pupa	Cocoons in the soil	Cocoons between the seed heads	Cocoons under the leaves	Cocoons between the seed heads
Adult	Scratches and holes at various plant parts Overwintering of the imagines in bark cracks or in the leaf-litter			

Other phytophagous insects

During early summer the four Cionini species are the most important consumers of *S. nodosa.* Besides these, only the larvae of the tenthredinid sawfly *Tenthredo scrophulariae* L. are of significance and consume most of the remaining plant material during late summer. The sawfly larvae are attacked by the internal ichneumonid parasitoid *Mesoleptidea prosoleuca* (Grav.); *Euceros serricornis* (Hal.) and an undetermined *Astiphromma* ap. were reared as ichneumonid hyperparasitoids. The larvae of the tenthredinids *Pachyprotasis rapae* L. and *P. antennata* Klug occur sporadically on *S. nodosa,* but cause only limited damage.

Occasionally, some figworts are attacked by larvae of Lepidoptera. Low numbers of the specific noctuid *Cucullia scrophulariae* L. were collected and successfully reared. Some individuals of the polyphagous noctuids *Mamestra persicariae* L., *M. pisi* L., and some undetermined geometrids were also observed to feed and develop on *S. nodosa.*

Acknowledgements

It is my pleasure to thank Professor H. Pschorn-Walcher, Kiel, for the correction of the manuscript. I am also grateful to Dr. F. Sick for technical assistance, and to W. Heitland for suggesting improvements in an initial draft of this article.

Zusammenfassung

Die Biologie von *Cionus hortulanus*, *C. scrophulariae*, *C. tuberculosus* und *Cleopus pulchellus* aus der Curculioniden-Tribus Cionini wird beschrieben, die Präimaginalentwicklung, soweit möglich, dargestellt. Graphiken erläutern den Lebenszyklus, es werden Hinweise auf das Verhalten der Tiere gegeben. Die zeitliche Einnischung der Arten wird durch Schlupfkurven verdeutlicht. Die Ausnutzung und Verteilung der Rüßlerarten auf der Pflanze wird dargestellt; es erfolgt eine kurze Betrachtung der Konkurrenzverhältnisse. Die Parasitoiden der Cionini-Arten werden angegeben.

References

Cawthra, E. M. (1957): Notes on the biology of a number of weevils (Col., Curculionidae) occurring in Scotland. — Ent. mon. Mag. 93: 204—207.

Cox, D. (1951): The pupation of *Cionus scrophulariae* (L.) (Col., Curculionidae). — Ent. mon. Mag. 87: 107.

Cunningham, P. (1974): Studies on the occurrence and distribution of the genera *Cionus* and *Cleopus* (Col., Curculionidae) in south Hampshire, 1973. — Ent. Rec. J. Var. 86: 184—188.

— (1979): Biology of *Cionus hortulanus* (Geoff.) (Col., Curculionidae). — Ent. mon. Mag. 115: 243—244.

Grandi, G. (1929): Nota sur *Cionus hortulanus* (Geoffr.) (Col., Curculionidae). — Boll. Lab. Ent. R. 1st. sup. agr. Bologna 3: 246—254.

Heidecker, L. (1985): Die Untersuchung der Phytophagenkomplexe von *Verbascum*-Arten in Niederösterreich und dem nördlichen Burgenland (Österreich). — Diplomarbeit, Universität für Bodenkultur, Wien.

Read, R. W. J. (1976): Notes on the biology of *Cleopus pulchellus* (Herbst) (Col., Curculionidae). — Ent. gaz. 27: 118 ff.

— (1977): Notes on the biology of *Cionus scrophulariae* (L.), together with preliminary observations on *C. tuberculosus* (Scopoli) and *C. alauda* (Herbst) (Col., Curculionidae). — Ent. gaz. 28: 183 ff.

Scherf, H. (1964): Die Entwicklungsstadien der mitteleuropäischen Curculioniden (Morphologie, Bionomie, Ökologie). Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 506: 1—355.

Scott, H. (1937): Notes on *Cionus scrophulariae* (L.) infesting a South African plant, *Phygelius capensis* E. — Ent. mon. Mag. 73: 29—34.

Williams, S. A. (1974): Two species of *Cionus* (Col., Curculionidae) on *Buddleia davidii.* — Ent. mon. Mag. 110: 63.

Wingelmüller, A. (1937): Monographie der paläarktischen Arten der Tribus Cionini. — Kol. Rundschau 23: 143—221.

Martin Räther, Lehrstuhl für Ökologie der Universität Kiel, Ohlshausenstr. 40—60, D-2300 Kiel 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 123—139	Bonn, Juli 1989

Shallow-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp.

Hans-Georg Müller

Abstract. 13 species of shallow-water Pycnogonida are recorded from the fringing and barrier reefs surrounding the high volcanic island Moorea, Society Islands. Of these, one species was found to be new to science, which is described (*Rhynchothorax tiahurensis* n. sp.).

Key words. Pycnogonida, Moorea, Society Islands, records, *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp.

Introduction

The class Pycnogonida was previously known to be represented at the Society Islands by 12 species in 8 genera (Child 1970, Müller, in press).

During a survey of the coral-reef-inhabiting invertebrates at Moorea, Society Islands from February—March 1988 some more species were collected by the author. Of the 13 species available, 5 are first reported from this group of islands, including one species new to science. This extends the number of pycnogonid species known from this area to 17.

Although pycnogonids have been found in the samples only in low numbers it seems that highest specific diversity occurs in more structurally complex habitats like the exposed fringing reef near Afareaitu and the barrier reef surrounding the island, instead of the structurally simpler habitats as the sheltered fringing reefs at Tiahura and Cook's Bay, where the author also carried out extensive sampling. At Cook's Bay only 1 and at the Tiahura fringing reef altogether 6 species have been found which occurred only at the channel coral slope with a moderately strong current, but not a single specimen could be collected there on the reef flat. Contrary, all species dealt with in this report are present on the barrier reef.

For a detailed characterization of most of the sampling locations see Galzin & Pointier (1985).

The research was carried out mainly at the marine biological station "Antenne Museum" (Ecole Pratique des Hautes Etudes, E. P. H. E.) at Moorea and the Laboratoire Biologie Marine et Malacologie, Université de Perpignan, France (director: Dr. Bernard Salvat).

Samples have been obtained by hand while skin diving, or while wading in very shallow water. The substratum was collected and transported to the laboratory in plastic barrels. After storing in 5 % formalin/sea water for some hours, the material has been washed with fresh water over a 0.5 mm sieve and preserved in 70 % ethanol.

Specimens are deposited as follows: Senckenberg-Museum, Frankfurt a. M., Germany (SMF); Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Germany (ZFMK); Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (MNHN) and Zoölogisch Museum, Amsterdam, The Netherlands (ZMA).

Systematic Account

Ammotheidae

Achelia Hodge, 1864

Achelia assimilis (Haswell, 1885)
Figs. 1—10

Material: 2♂, 5 juv. (1 ♂, 5 juv. SMF 1086; 1 ♂ ZFMK); crest of Tiahura barrier reef, dead corals, 0.5—1 m, 25 March 1988.

This species is widely distributed throughout the Pacific Ocean and shows a marked intraspecific variability. Specimens from Moorea have a distinct suture line only at the first trunk segment and a short abdomen, which does not surpass the fourth lateral processes. All other characters agree well with the features shown by Stock (1954: 100, figs 47—48, sub *A. variabilis*).

Achelia sawayai Marcus, 1940
Fig. 40

Material: 1 ♂ (SMF 1087); channel coral slope of Tiahura fringing reef, dead corals, 1—2 m, 22—23 March 1988. 2 ♂ (1 ov.), 5 ♀ (SMF 1088); crest of Tiahura barrier reef, dead corals, 0.5—1 m, 25 March 1988. 1 ♂, 1 juv. (SMF 1089); coral slope of fringing reef near Afareaitu, dead corals, 1—2 m, 26 March 1988. 1 ♀ (SMF 1090); fringing reef near Afareaitu, dead corals near slope, 0.5 m, 29 March 1988. 1 ♂, 2 ♀ (ZFMK); about 2.6 km west of airport near Maharepa; dead corals near beach, 0.5—1 m, March 1988. 4 ♂ (ZMA); about 2.6 km west of airport near Maharepa, crest of barrier reef, dead corals, 0.5 m, March 1988.

A common cosmotropical species, which has been more often found in the Western Atlantic.

Females from Moorea lack — contrary to those from Bora Bora (Müller, in press) — any spiny tubercles on the lateral processes and have a distinct suture line between palp segments 3 and 4 (fig. 40).

Ammothea Leach, 1814

Ammothea hilgendorfi (Böhm, 1879)

Material: 1 ♂, 1 juv. (SMF 1091); crest of Tiahura barrier reef, dead corals, 0.5—1 m, 25 March 1988.

A. hilgendorfi is widely distributed throughout the tropical and temperate Indo-Pacific Ocean as well as in the Mediterranean (Krapp & Sconfietti 1982). It was already known from Moorea (Child 1970: 292)

Ammothella Verrill, 1900

Ammothella indica Stock, 1954

Material: 3 ♂, 2 ♀, 3 juv. (SMF 1092); channel coral slope of Tiahura fringing reef, dead corals, 1—2 m, 22—23 March 1988. 1 ♀ (SMF 1093); crest of Tiahura barrier reef, dead corals, 0.5—1 m, 25 March 1988. 4 ♂ (1 ov.), 2 ♀, 8 juv. (ZFMK); coral slope of fringing reef near Afareaitu, dead corals, 1—2 m, 26 March 1988. 3 ♀, 1 juv. (ZMA); about 2.6 km west of airport near Maharepa, crest of barrier reef, dead corals, 0.5 m, March 1988.

Müller (1988, in press) summarized the distribution of this very common species in the Indo-Pacific Ocean. At the Society Islands, it was already known from Tahiti (Child 1970: 292) and Bora Bora (Müller, in press).

Ammothella schmitti Child, 1970

Material: 2 ♂ (ov.), 1 ♀ (1 ov. ♂, 1 ♀ SMF 1094; 1 ov. ♂ MNHN); channel coral slope of Tiahura fringing reef, dead corals, 1—2 m, 26 March 1988. 1 ♂, 1 ♀ (ZFMK); about 2.6 km west of airport, crest of barrier reef near Maharepa, dead corals, 0.5 m.

A. schmitti is known only from the Society Islands from where is was described by Child (1970: 293) based on material from Bora Bora and Moorea.

Ammothella stauromata Child, 1982

Material: 1 juv. (SMF 1095); Cook's Bay, about 50 m south of "R. Gump South Pacific Biological Research Station", coral slope of fringing reef, 0.5—1 m, 25 March 1988. 1 juv. (ZFMK); about 2.6 km west of airport near Maharepa, dead corals near beach, 0.5—1 m, March 1988.

This species was previously known from the Marshall Islands (Child 1982: 271), the Philippines (Child 1988a: 5) and American Samoa (Nakamura & Child 1988: 809). It is easily recognizable through its long mid-dorsal trunk tubercles, even in juveniles.

Tanystylum Miers, 1879

Tanystylum bredini Child, 1970
Figs. 11—21

Material: 3 ♀ (MNHN); Temae, the Islet Reef, north of airport, crest of barrier reef, *Sargassum*, 0.5 m, 19—20 February 1988. 1 ♀ (SMF 1096); about 2.6 km west of airport near Maharepa, crest of barrier reef, *Sargassum*, 0—0.5 m, 15 March 1988. 1 ♂ (SMF 1097); channel coral slope of Tiahura fringing reef, dead corals, 1—3 m, 22—23 March 1988. 2 ♂ (1 ov.), 1 juv. (SMF 1098); crest of Tiahura barrier reef, dead corals, 0.5—1 m, 25 March 1988. 6 ♂, 4 ♀ (ZFMK); coral slope of fringing reef near Afareaitu, dead corals, 1—2 m, 26 March 1988. 1 ♂, 1 ♀ (ZMA); Temae, the Islet Reef, north-east of airport, dead corals near beach, 2 m, 31 March 1988. 7 ♂ (2 ov.), 13 ♀, 4 juv. (SMF 1099); about 2.6 km west of airport near Maharepa, crest of barrier reef, dead corals, 0.5 m, March 1988. 1 juv. (SMF 1100); about 2.6 km west of airport near Maharepa, dead corals near beach, 0.5—1 m, March 1988.

This species was found to be the most common pycnogonid in shallow waters of the coral reefs at Moorea. It was described by Child (1970: 296) based on specimens from Bora Bora and Moorea. Later he recorded *T. bredini* from the Tuamotu Archipelago (Child: 1977: 441) and Aldabra Atoll at the Seychelles (Child 1988b: 52).

However, as Child did not show the variability of that species in detail, in particular its sexual dimorphism, it was found to be useful to figure it here again completely. In general, males have the anterodistal and posterodistal margins of the first coxae provided with shallow spiny tubercles, which in females are lacking. In some male individuals shallow antero-dorsodistal rounded tubercles are also present. The female oviger is much smaller in size than the male oviger, bearing only few short spines and being only 8-segmented instead of 10-segmented in the male.

Tanystylum nesiotes Child, 1970

Material: 1 ♀ (SMF 1101); about 2.6 km west of airport, crest of barrier reef near Maharepa, *Sargassum*, 0—0.5 m, 15 March 1988. 2 ♂ (SMF 1102); channel coral slope of Tiahura fringing reef, dead corals, 1—2 m, 22—23 March 1988. 9 ♂ (4 ov.), 3 ♀, 5 juv. 3 ♂ (1 ov.), 1 ♀, 5 juv. (SFM 1103); 2 ♂, 1 ♀ (ZFMK); 2 ♂ (1 ov.) (MNHN); 2 ♂ (ov.), 1 ♀ (ZMA); about 2.6 km west of airport near Maharepa, crest of barrier reef, dead corals, 0.5 m, March 1988.

Like *Ammothella schmitti*, *T. nesiotes* is known only from Bora Bora and Moorea (Child 1970: 299).

Tanystylum rehderi Child, 1970
Figs. 22—39

Material: 5 ♂, 1 ♀ (SMF 1104); coral slope of fringing reef near Afareaitu, dead corals, 1—2 m, 26 March 1988. 1 ♂ (ZFMK); Temae, the Islet Reef, north of airport, under coral rocks near beach, lower intertidal, 27 March 1988. 1 ♂ (ZMA); Temae, the Islet Reef, north-east of airport, dead corals near beach, 2 m, 31 March 1988.

To show the variability of this species in more detail than in the original description it is completely figured here again. The first coxae of the male bear three elongate spiny tubercles of which the anterolateral one of the first legs is bifurcate. These tubercles are greatly reduced in the female. Number and size of the lateral process tubercles may also vary and are more distinct in the male than in the female. The shape of the proboscis also varies slightly in both males and females. Some specimens lack a distinct suture line between third and fourth palp segment, in others a distinct suture line is clearly visible.

The female oviger is figured here for the first time. It is 10-segmented and much smaller than in the male.

Phoxichilidiidae

Anoplodactylus Wilson, 1878

Anoplodactylus erectus Cole, 1904
Figs. 41—44

Material: 11 ♂ (6 ov.), 6 ♀, 17 juv. (SMF 1105); channel coral slope of Tiahura fringing reef, dead corals, 1—2 m, 22—23 March 1988. 1 ♂, 1 juv. (ZFMK); Temae, the Islet Reef, north-east of airport, dead corals near beach, 2 m, 31 March 1988. 1 ♂ (ov.) (ZMA); about 2.6 km west of airport near Maharepa, dead corals near beach, 0.5—1 m, March 1988.

A. erectus seems to have a wide distribution in the temperate and tropical Pacific Ocean. It was already known from the Society Islands (Child 1970: 289; Müller, in press). Specimens from Moorea differ only slightly from individuals the author has available from Bora Bora. In the material from Moorea the proboscis is somewhat more robust, the cement gland tube slightly broadened distally and the propodal sole and heel bear a fewer number of spines. A somewhat longer propodal lamina can also be observed.

Anoplodactylus squalidus Clark, 1973
Figs. 45—56

Anoplodactylus squalida Clark, 1973, 30—33, fig. 2 A—G; *Anoplodactylus rimulus* Child, 1988, 60—61, fig. 3; *Anoplodactylus rimulus*, — Nakamura & Child, 1988, 815, fig. 2 G—I.

Material: 1 ♂ (SMF 1106); coral slope of fringing reef near Afareaitu, dead corals, 1—2 m, 26 March 1988. 1 ♂, 1 ♀ (SMF 1107); Temae, the Islet Reef, north-east of airport, dead corals near beach, 2 m, 31 March 1988.

Child (1988b: 60) described *A. rimulus* from Aldabra Atoll based on two females. Somewhat later Nakumura & Child (1988: 815) found the unknown male of this species at American Samoa which in most features agreed with the material available to the author from Moorea (figs. 45—50). However, re-examination of the type-material of *Anoplodactylus squalidus* Clark, 1973 from New Britain, which seemed to resemble *rimulus* closely, revealed that the original description of that species lacks important details. It is figured here again, so far as this was possible without dissecting the holotype (figs. 52—56). The condition of the holotype let me presume that it was squeezed under a cover-glass some time.

The only differences to *rimulus* are the somewhat larger size, the lack of suture lines between trunk segments, the basally slightly broadened cement gland tube and a more robust proboscis, tapering only in its distal fourth. The ventral swelling of the proboscis mentioned by Child (1988b) and Nakamura & Child (1988) in the material from Aldabra Atoll and Samoa seems to be a variable character. It was not observed in both the material from New Britain and Moorea.

All the other features of *rimulus* agree well with *squalidus*, leading me to the decision to consider the former to be a junior synonym of the latter.

The records listed above clearly show that *squalidus* is widely distributed in the tropical Indo-Pacific Ocean.

Endeidae

Endeis Philippi, 1843

Endeis meridionalis (Böhm, 1879)

Material: 1 ♂ (SMF 1108); crest of Tiahura barrier reef, dead corals, 0.5—1 m, 25 March.

"Widely distributed throughout the Indian and western Pacific Oceans; one record from the West Indies" (Stock 1982: 189). The record from Moorea extends the range of *E. meridionalis* to the south-eastern Pacific Ocean.

Rhynchothoracidae

Rhynchothorax Costa, 1861

Rhynchothorax tiahurensis n. sp.
Figs. 58—62

Holotype: ♂ (SMF 1109); crest of Tiahura barrier reef, dead corals, 0.5—1 m, 25 March 1988. Paratype: Juv. (SMF 1110), together with holotype.

Diagnosis: *R. tiahurensis* n. sp. is distinguished from all other members of the genus through the following combination of characters: Three strong toothlike processes on posterior margin of ocular tubercle; 2 strongly developed processes on dorsal surface of first and second palp segment and a similar process on mid-dorsal surface of each femur.

Description (♂): Outline of trunk oval, tapering posteriorly; suture line lacking between third and fourth segments. Lateral processes narrowly separated, all with short dorsal tubercles bearing short seta; shallow posterolateral tubercles present on first lateral processes; large rounded mid-dorsal processes on each trunk-segment bearing pair of short simple setae and numerous fine, bifid sensory hairs. Ocular tubercle cone-like, projecting well forward of ocular segment and over proboscis, armed with several small tubercles and two short simple setae, as well as three strong toothlike processes posteriorly.

Eyes large, oval, lightly pigmented.

Proboscis oval, dorsally with some granules, downcurved in distal half.

Abdomen long-cylindrical, overreaching distal margin of second coxae.

Chelifores entirely lacking.

Palpi 4-segmented, segments decreasing in length distally; first and second segment with large dorsal process bearing simple seta at its tip. In particular, third and fourth segment covered with many simple setae.

Oviger 10-segmented, second and third segments subequal, seventh, eighth and ninth segment subequal: 2—3 blunt spines on inner margin of segments 7—10. Terminal segment with curved, robust claw.

Legs short and robust, with few simple setae. Coxae subequal in length; first coxa with strong mid-dorsal tubercle, on 3rd leg also with posterolateral tubercle; second coxa of legs III and IV with posterolateral tubercle; third coxa unarmed; femur slightly shorter than total length of tibiae, with long spine at dorsodistal margin and conspicuous mid-dorsal process, bearing simple seta at its tip; first tibia 1.5 times longer than second, each with long dorsal spine; tarsus short, slightly longer than wide, with 3—4 ventral setae; propodus slightly curved, subequal in length to femur, with 3 dorsal spines; propodal sole with four slender spines in two distal thirds: terminal claw curved, robust with blunt tip, having almost the diameter of propodus.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin ocular tubercle to tip of abdomen)	0.66
Width of trunk (across first lateral processes)	0.32
Length of proboscis	0.25
Length of abdomen	0.15
Third leg:	
Coxa 1	0.06
Coxa 2	0.06
Coxa 3	0.05
Femur	0.13
Tibia 1	0.11
Tibia 2	0.07
Tarsus	0.04
Propodus	0.12
Claw	0.07

♀: unknown.

Etymology: The specific name is an adjective of male gender, derived from the type locality.

Distribution: Moorea, Society Islands.

Remarks: In its general habitus *R. tiahurensis* n. sp. shows close affinities to *Rhynchothorax barnardi* from the Galapagos-archipelago, from which it can easily be distinguished through the strong dorsal process of the femora and a similar process on palp segments 1 and 2 (see Child & Hedgpeth 1971: 626, fig. 7).

Acknowledgements

My thanks are due to Dr. B. Salvat for making it possible to use the facilities of the institutes in Moorea and Perpignan, to Dr. René Galzin, now director of the Antenne Museum for organizing my field work at Moorea. Mrs. Terry McLeary kindly revised the English text and Dr. C. Allan Child, National Museum of Natural History, Washington, gave in loan some *Tanystylum* species. This study was partly financed through a grant of the Hessische Graduiertenförderung (HGFöN).

Zusammenfassung

Es wird über 13 Korallenriff-bewohnende Pantopoden-Arten berichtet, die vom Verfasser auf Moorea, Gesellschaftsinseln, gesammelt wurden. *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp. wird beschrieben.

References

Child, C. A. (1970): Pycnogonida of the Smithsonian-Bredin Pacific Expedition, 1957. — Proc. Biol. Soc. Wash. 83 (27): 287—308.

— (1977): On some Pycnogonida of French Oceania. — Proc. Biol. Soc. Wash. 90 (2): 440—446.

— (1982): Pycnogonida of the Western Pacific Islands I. The Marshall Islands. — Proc. Biol. Soc. Wash. 95 (2): 270—281.

— (1988a): Pycnogonida of the Western Pacific Islands, III: Recent Smithsonian-Philippine Expeditions. — Smiths. Contr. Zool. 468: 1—32.

— (1988b): Pycnogonida from Aldabra Atoll. — Bull. Biol. Soc. Wash. 8: 45—78.

— & J. W. Hedgpeth (1971): Pycnogonida of the Galapagos Islands. — J. nat. Hist., 5: 609—634.

Clark, W. C. (1973): New Species of Pycnogonida from New Britain and Tonga. — Pac. Sci. 27 (1): 28—33.

Galzin, R. & J. P. Pointier (1985): Moorea island, Society archipelago. In: B. Delesalle, R. Galzin & B. Salvat (Eds.). 5th International Coral Reef Congress, Tahiti, 27 May—1 June 1985. Vol. 1: "French Polynesian Coral Reefs": 73—102.

Krapp, F. & R. Sconfietti (1983): *Ammothea hilgendorfi* (Böhm, 1879), an Adventitious Pycnogonid new for the Mediterranean Sea. — Mar. Ecol. 4 (2): 123—132.

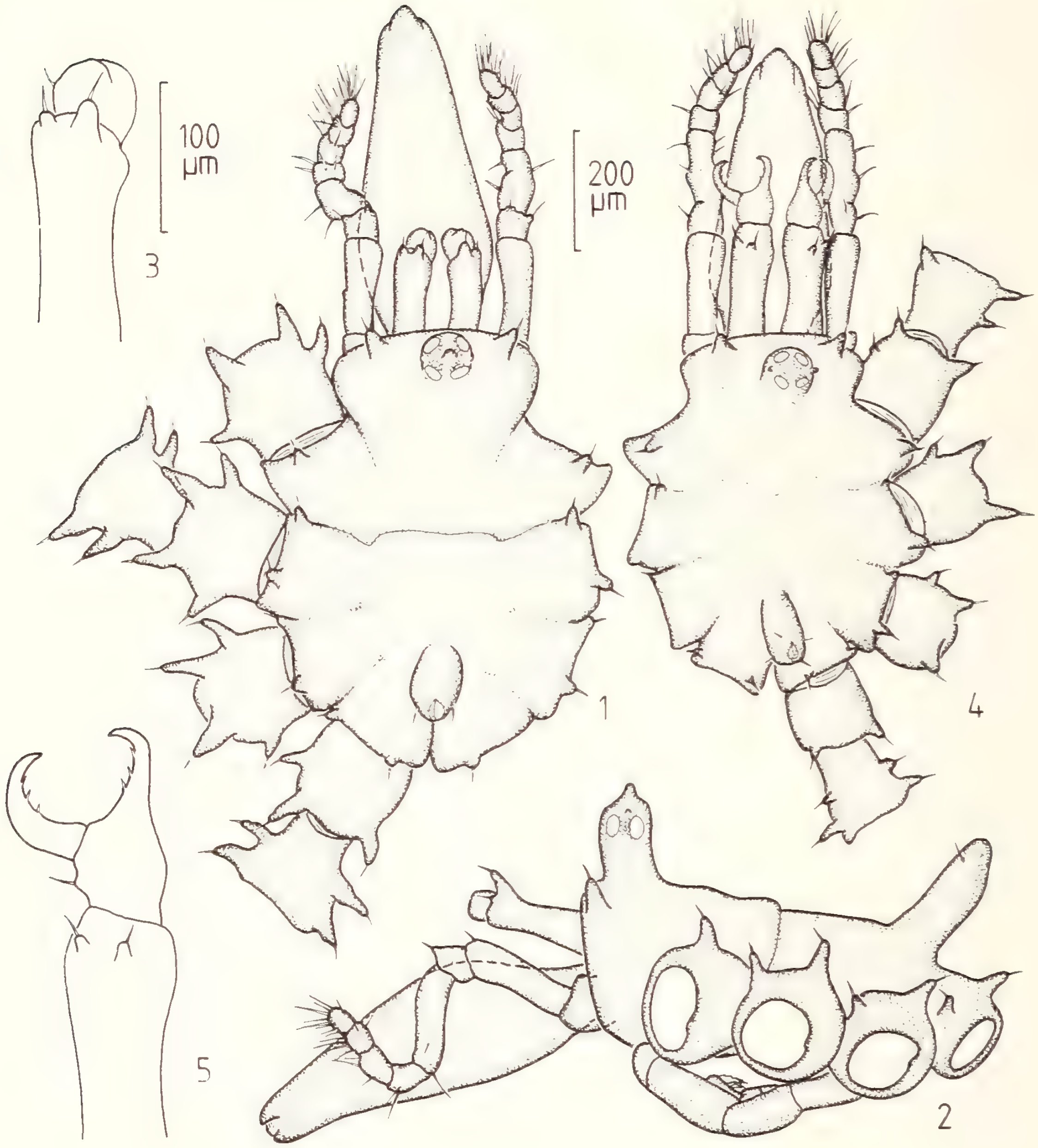
Müller, H.-G. (in press): Flachwasser-Pantopoden von Bora Bora, Gesellschaftsinseln, mit zwei Neubeschreibungen. — Senckenbergiana biol.

Nakamura, K. & C. A. Child (1988): Pycnogonida of the Western Pacific Islands V. A collection by the Kakuyo Maru from Samoa. — Proc. Biol. Soc. Wash. 101 (4): 809—816.

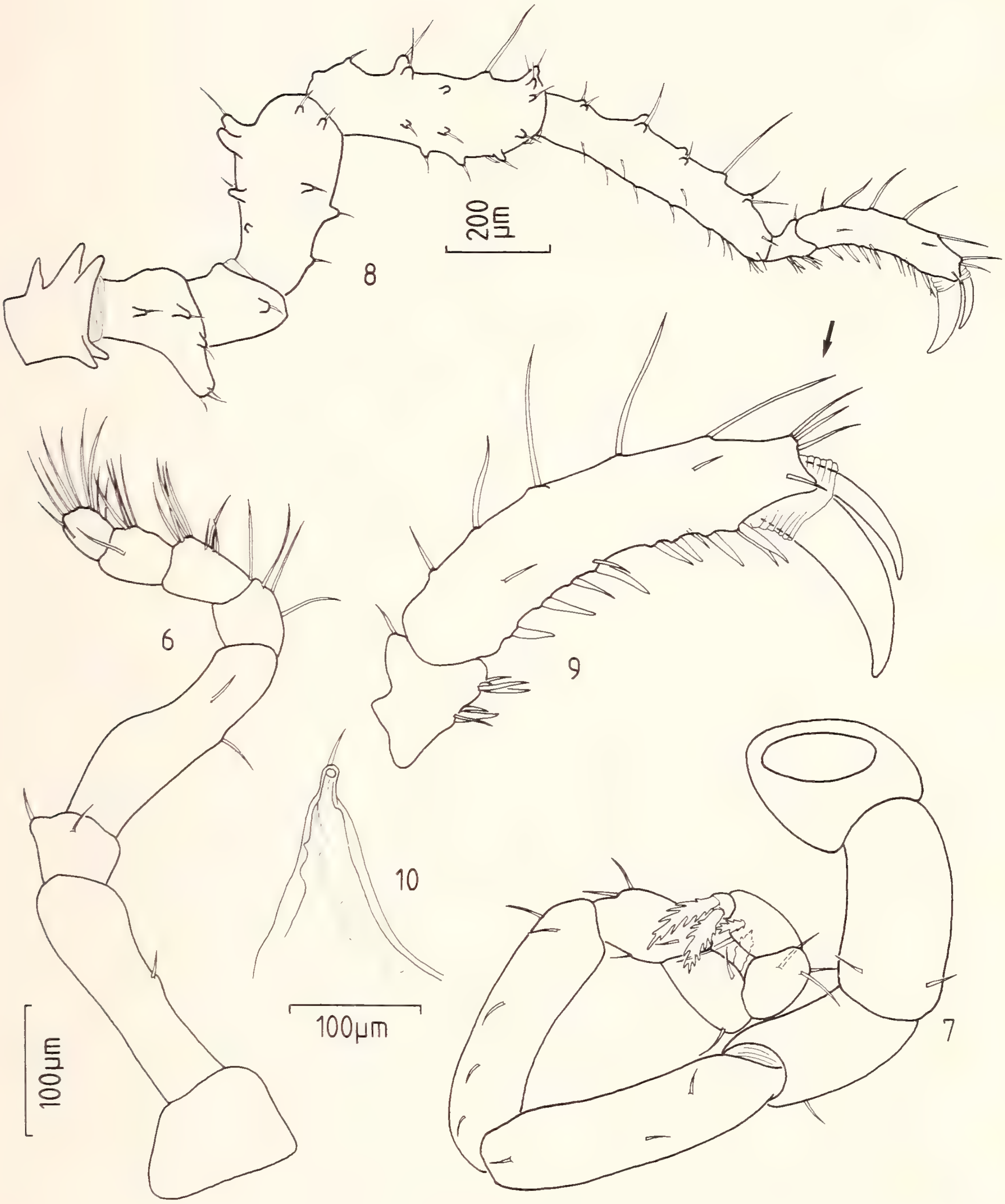
Stock, J. H. (1954): Pycnogonida from Indo-West-Pacific, Australian and New Zealand waters. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914—1916. — Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. 116: 1—168.

— (1982): Researches on the coast of Somalia. Shallow-water Pycnogonida. — Monit. zool. ital. N. S. Suppl. XVII (7): 183—190.

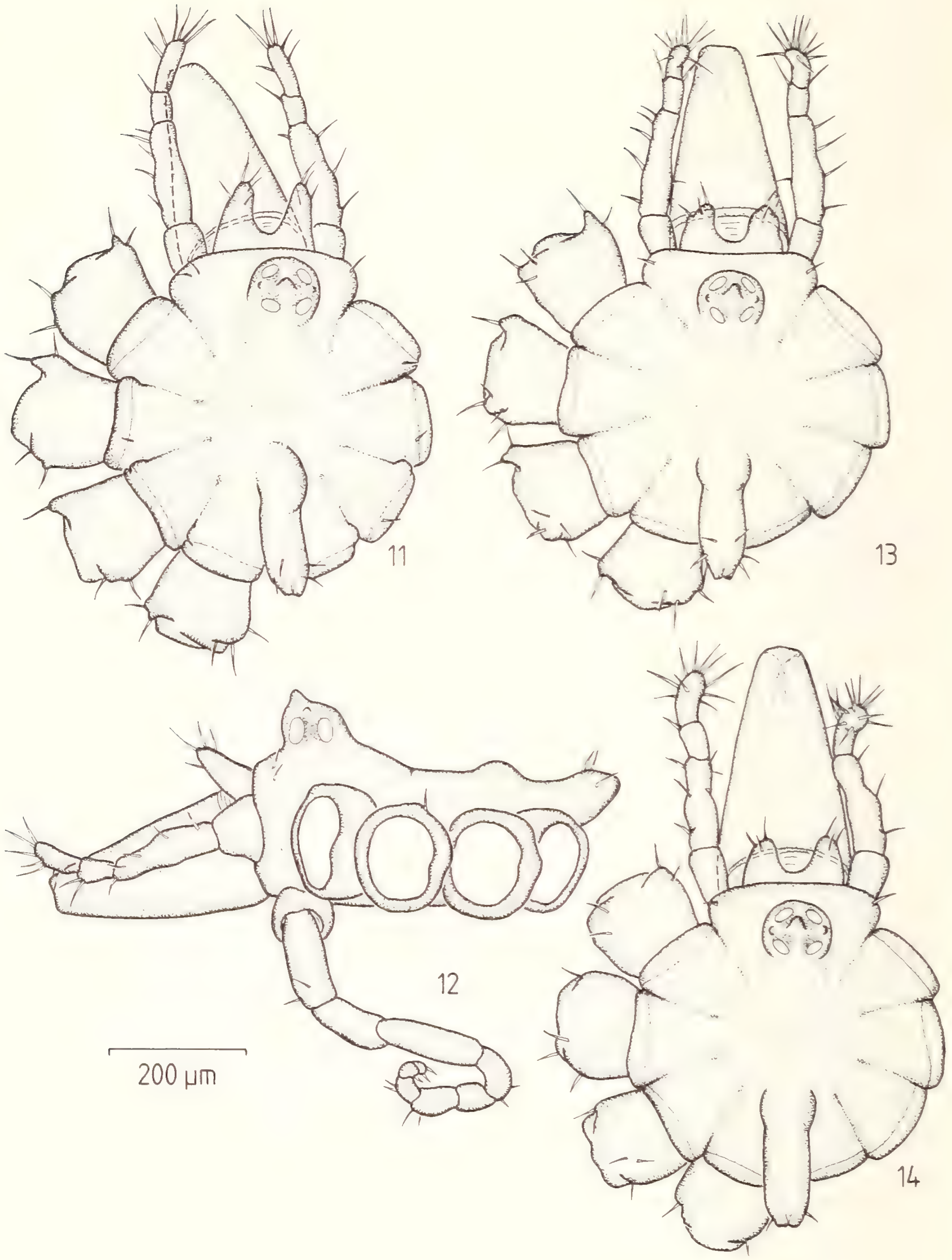
Hans-Georg Müller, Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität, Heinrich-Buff-Ring 29, D-6300 Giessen.


100
µm
3
200
µm
1
4
5
2

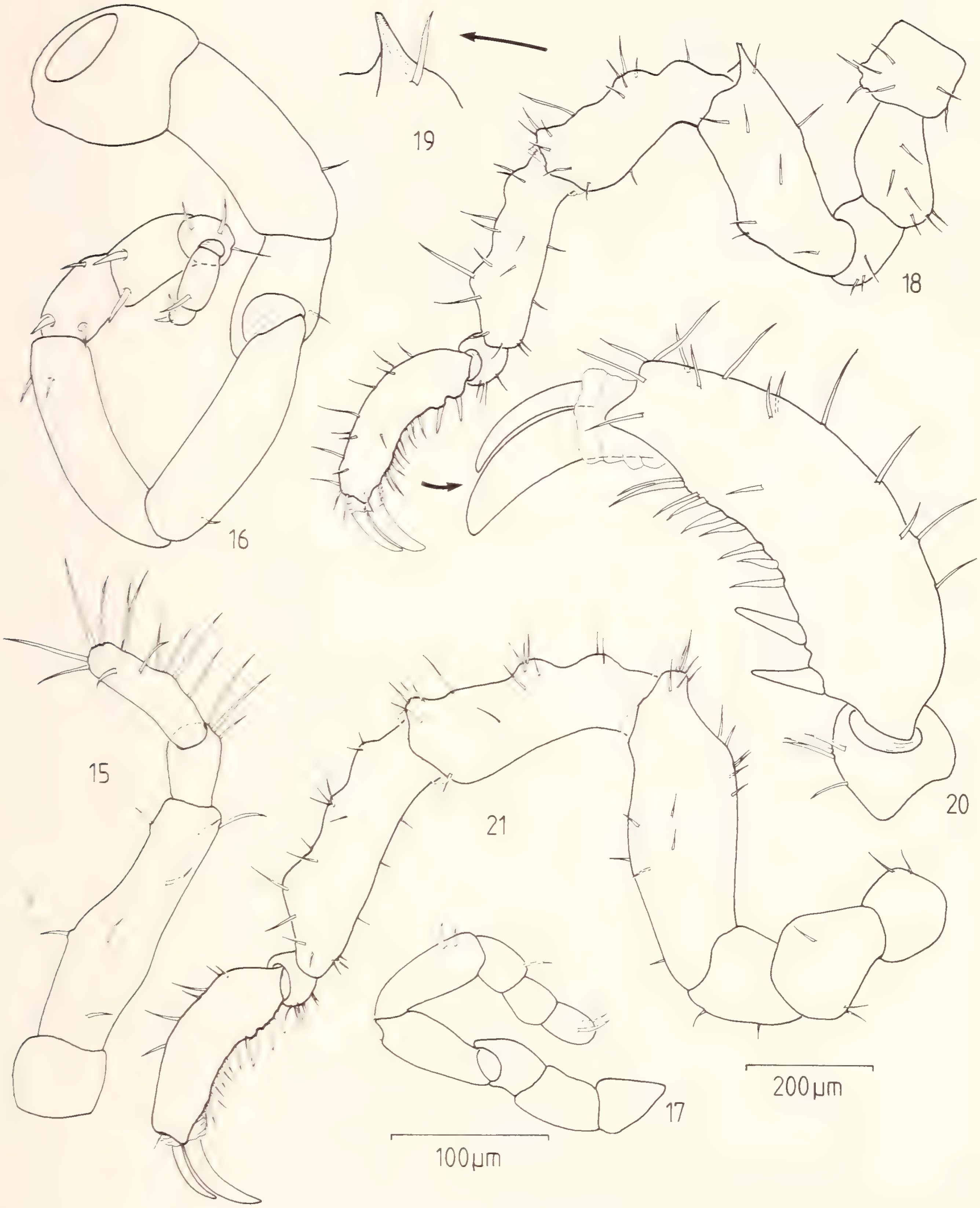
Figs. 1—5: *Achelia assimilis* Hodge, 1864: 1) ♂, dorsal view; 2) ♂, lateral view; 3) ♂, chelifore; 4) Juv., dorsal view; 5) Juv., chelifore.


8
200 µm
6
9
10
100µm
100µm
7

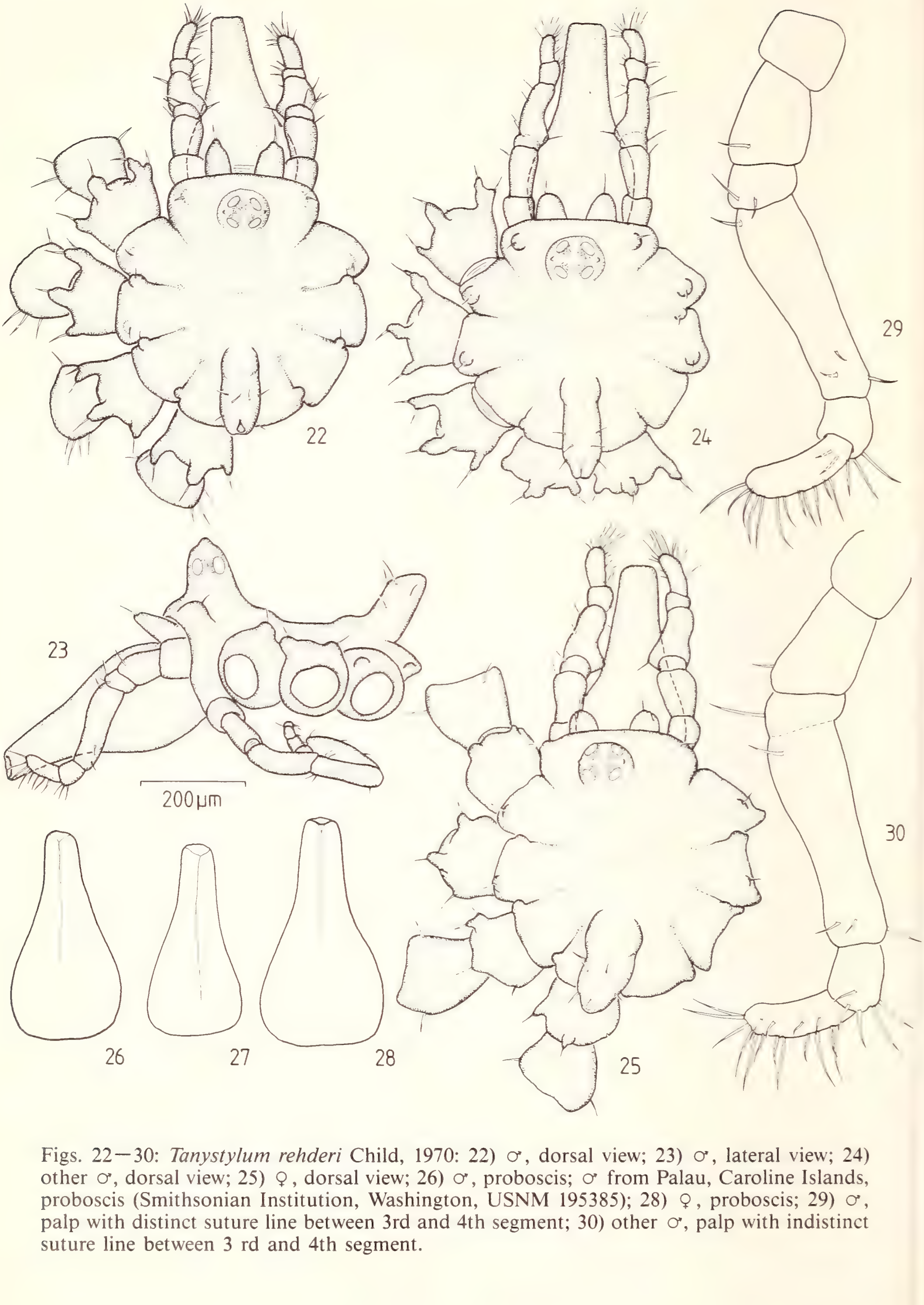
Figs. 6—10: *Achelia assimilis* Hodge, 1864, ♂: 6) palp; 7) oviger; 8) 3rd leg, without cement gland; 9) tarsus and propodus; 10) cement gland, 2nd leg.


11
13
12
200 µm
14

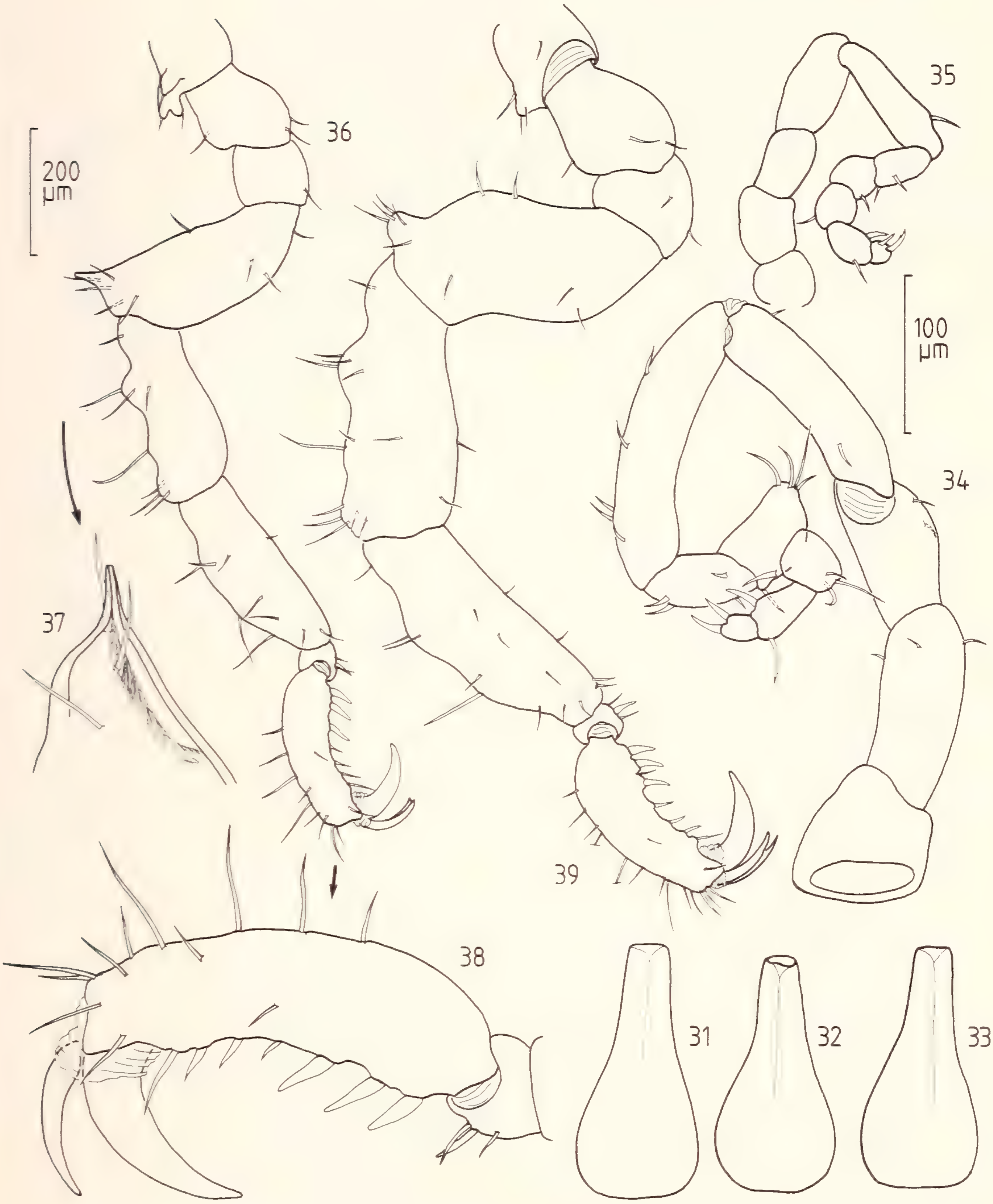
Figs. 11—14: *Tanystylum bredini* Child, 1970: 11) ♂, dorsal view; 12) ♂, lateral view; 13) other ♂, dorsal view; 14) ♀, dorsal view.


19
18
16
20
15
21
17
200µm
100µm

Figs. 15—21: *Tanystylum bredini* Child, 1970: 15) ♂, palp; 16) ♂, oviger; 17) ♀, oviger; 18) ♂, 3rd leg; 19) cement gland; 20) tarsus and propodus; 21) ♀, 3rd leg.



Figs. 22—30: *Tanystylum rehderi* Child, 1970: 22) ♂, dorsal view; 23) ♂, lateral view; 24) other ♂, dorsal view; 25) ♀, dorsal view; 26) ♂, proboscis; ♂ from Palau, Caroline Islands, proboscis (Smithsonian Institution, Washington, USNM 195385); 28) ♀, proboscis; 29) ♂, palp with distinct suture line between 3rd and 4th segment; 30) other ♂, palp with indistinct suture line between 3 rd and 4th segment.


36
200 µm
35
100 µm
34
37
39
38
31
32
33

Figs. 31—39: *Tanystylum rehderi* Child, 1970: 31)—33), proboscis of different ♂; 34) ♂, oviger; 35) ♀, oviger; 36) ♂, 3rd leg; 37) cement gland; 38) tarsus and propodus; 39) ♀, 3rd leg.

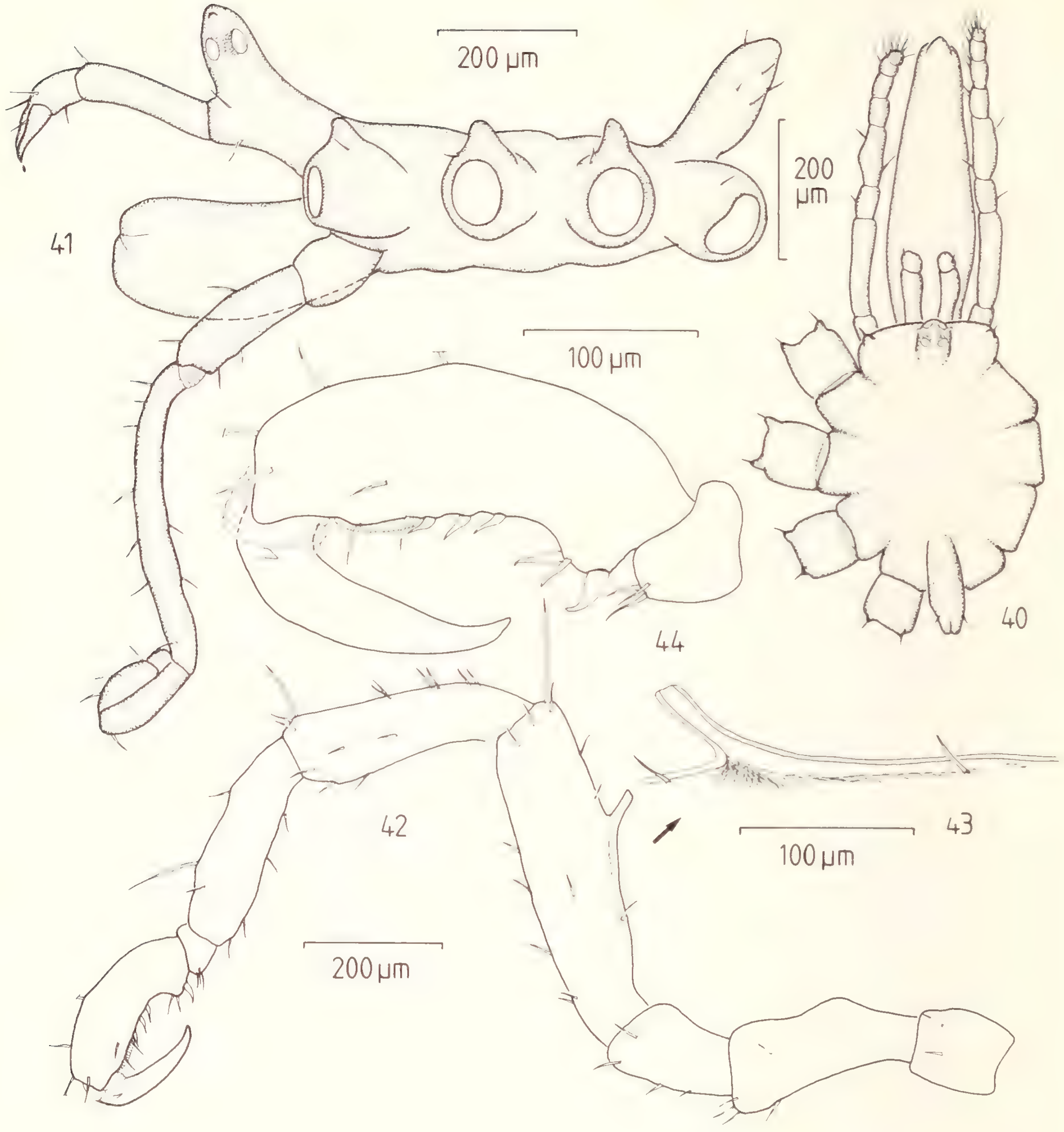
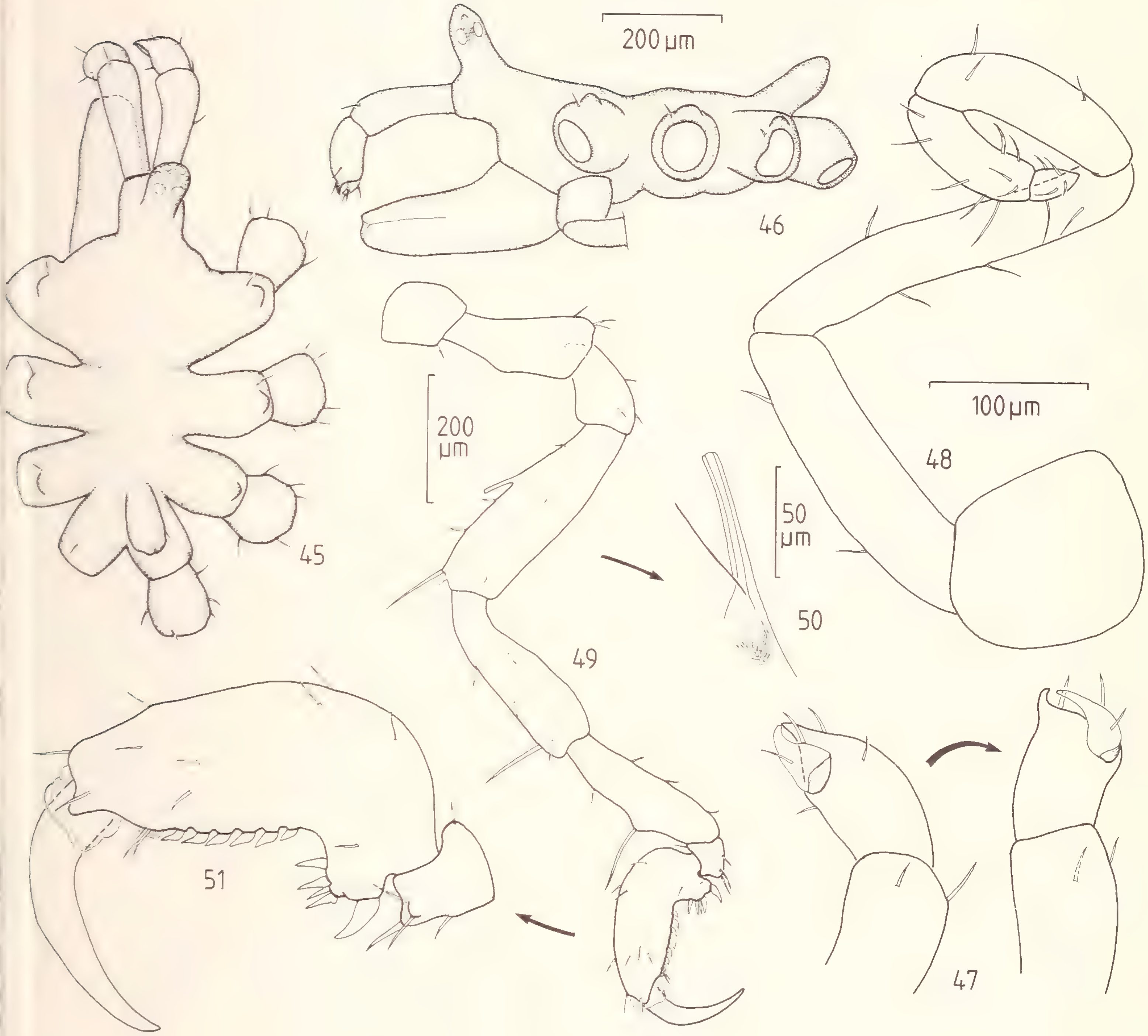
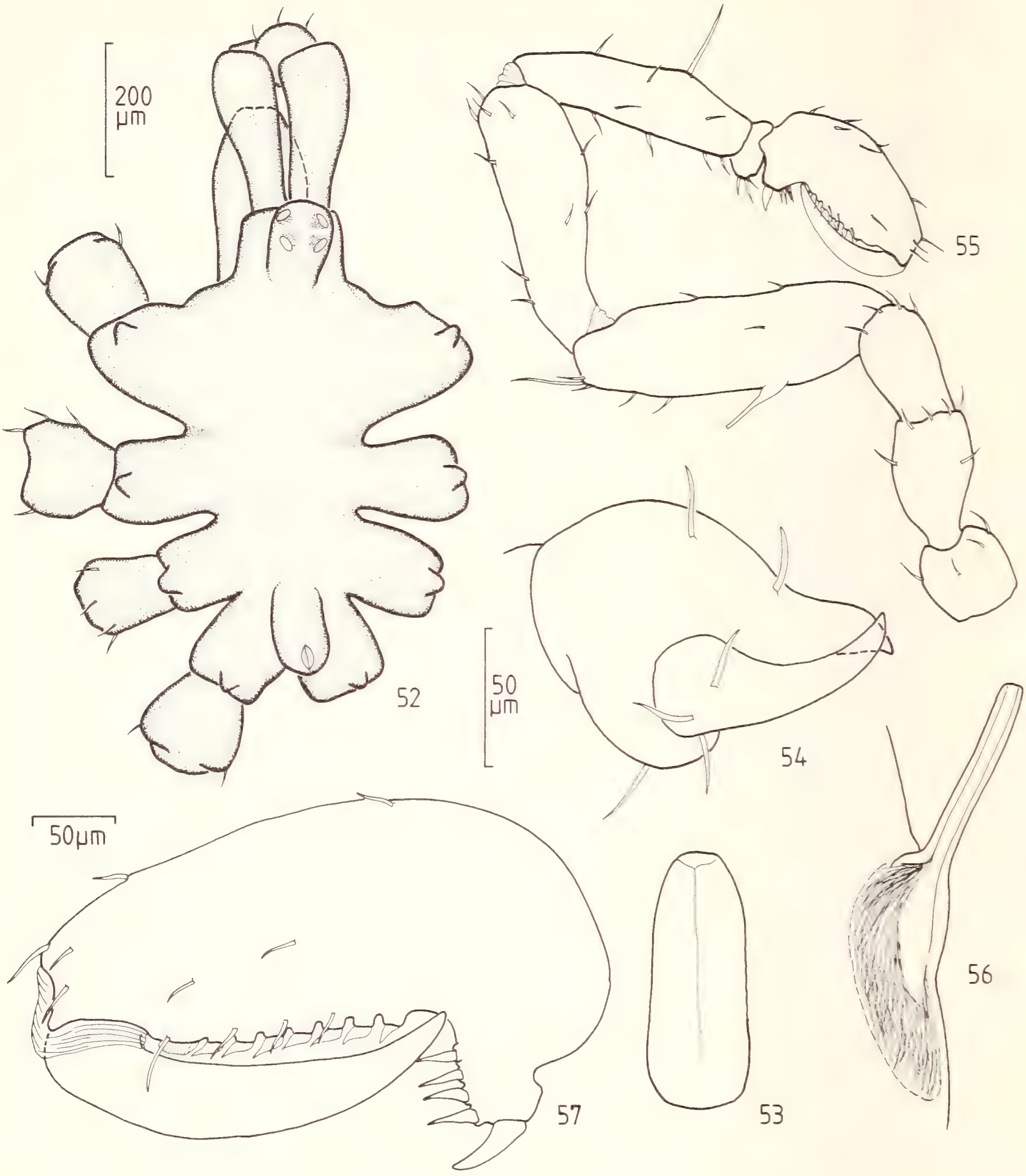

200 µm
41
200 µm
100 µm
40
44
42
43
100 µm
200 µm

Fig. 40: *Achelia sawayai* Marcus, 1940: ♀, dorsal view.

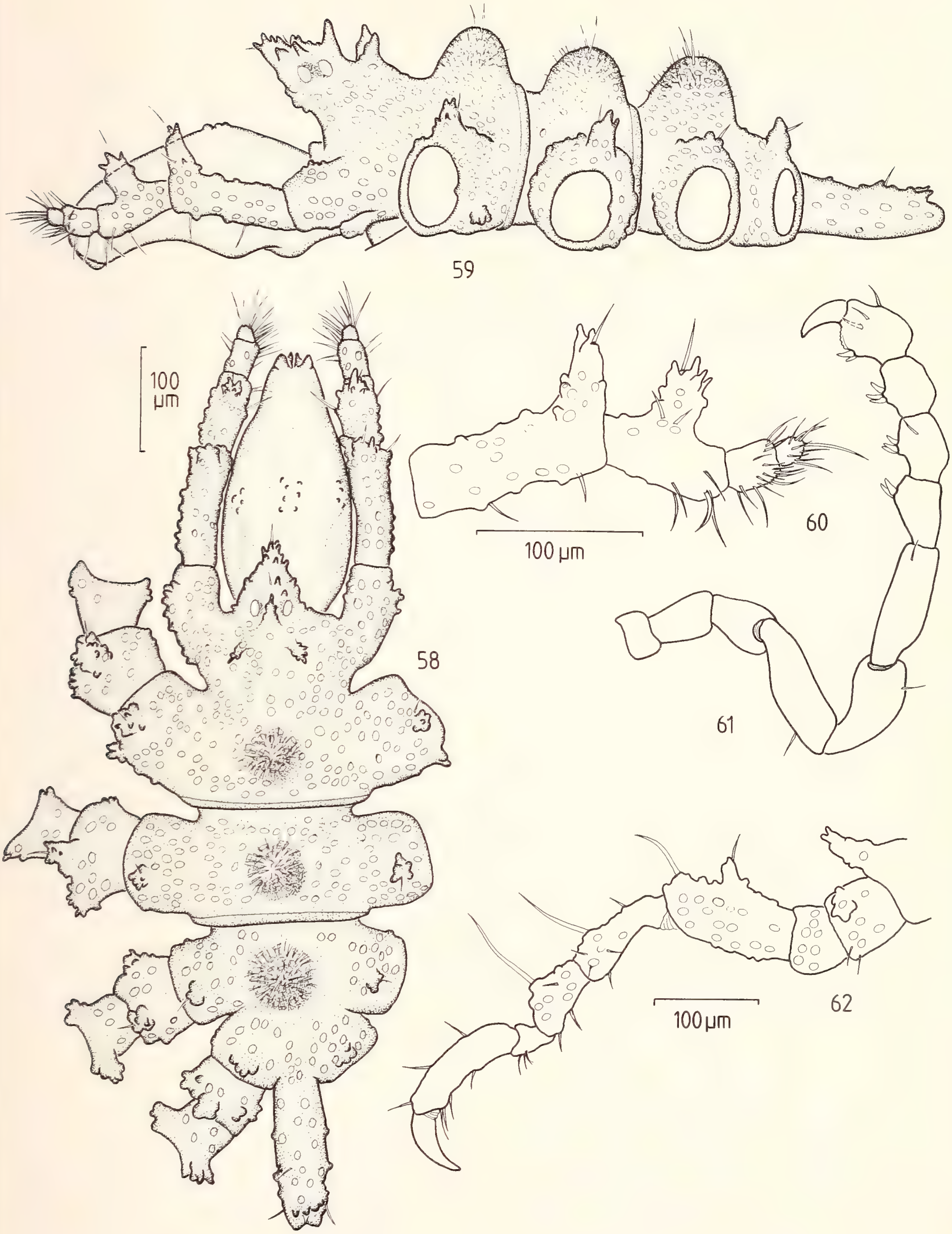
Figs. 41—44: *Anoplodactylus erectus* Cole, 1904, ♂: 41) lateral view; 42) 3rd leg; 43) cement gland; 44) tarsus and propodus.


200 µm
46
45
200 µm
100 µm
48
50 µm
50
49
51
47

Figs. 45—51: *Anoplodactylus squalidus* Clark, 1973; ♂ from Moorea: 45) dorsal view; 46) lateral view; 47) chelifore, viewed from different angles; 48) oviger; 49) 3rd leg; 50) cement gland; 51) tarsus and propodus.


200 µm
52
55
50 µm
54
50µm
57
53
56

Figs. 52—57: *Anoplodactylus squalidus* Clark, 1973; ♂ holotype from Nivani, New Britain (British Museum, registration-number 1971: 260); 52) dorsal view; 53) proboscis, ventral view; 54) chela; 55) 2nd leg; 56) cement gland; 57) propodus.


59
100 µm
60
100 µm
61
58
100µm
62

Figs. 58—62: *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp., ♂ holotype: 58) dorsal view; 59) lateral view; 60) palp; 61) oviger; 62) 3rd leg.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 141—154	Bonn, Juli 1989

Verzeichnis der rezenten Brachiopoden (Brachiopoda) von den iberischen Küsten und den angrenzenden Meeren

José Ignacio Saiz Salinas

Abstract. Check-list of the recent brachiopods from the coasts of the Iberian Peninsula and adjacent seas. A list of the species of recent brachiopods from this area is presented, including full references and distribution maps for all species recorded from this region.

Key words. Brachiopoda, checklist, Iberian coasts and seas.

Einleitung

Der Stamm Brachiopoda ist heutzutage eine der kleinen Tiergruppen der Evertebrata (ca. 335 rezenten stehen ca. 10 000 fossile Arten gegenüber). Die 47 Arten, die in dieser Arbeit behandelt werden, sind hier mit allen in der Literatur gemeldeten Fundorten aus den iberischen und angrenzenden Meeren berücksichtigt. Dazu wurden die jährlichen Ausgaben des „Zoological Record", des „Bulletin Signalétique" und die entsprechenden des „Zoologischen Jahresberichtes" nachgeschlagen. Das untersuchte Gebiet entspricht einem Teil des westlichen Mittelmeeres nach Osten bis 5° ö. L. und dem Teil zwischen 25° n. Br. und 50° n. Br. des Atlantischen Ozeans. Die Nachbargebiete der iberischen Küsten sind mit einbezogen worden, da sich manche noch nicht gefundenen Arten auch hier mit großer Wahrscheinlichkeit nachweisen lassen werden. Die Arten sich alphabetisch geordnet. Das verwendete System der Klassifikation ist das von Moore (1965) und Foster (1982). Die Ziffern neben den Artnamen bezeichnen die Publikationen mit Fundorten. Die Verbreitung aller angeführten Arten ist der Karte 1 zu entnehmen. Quadratisch gerahmt sind Fundorte von Arten, die ungenau oder zweifelhaft bestimmt wurden. Die Fundorte aller festgestellten Arten sind in der Tabelle 1 vereinigt.

Die vorliegende Literaturkompilation erhebt nur den Anspruch, als Arbeitsinstrument für weitere Forschungsarbeiten über die Brachiopodenfauna dieses Gebietes zu dienen.

Artenliste

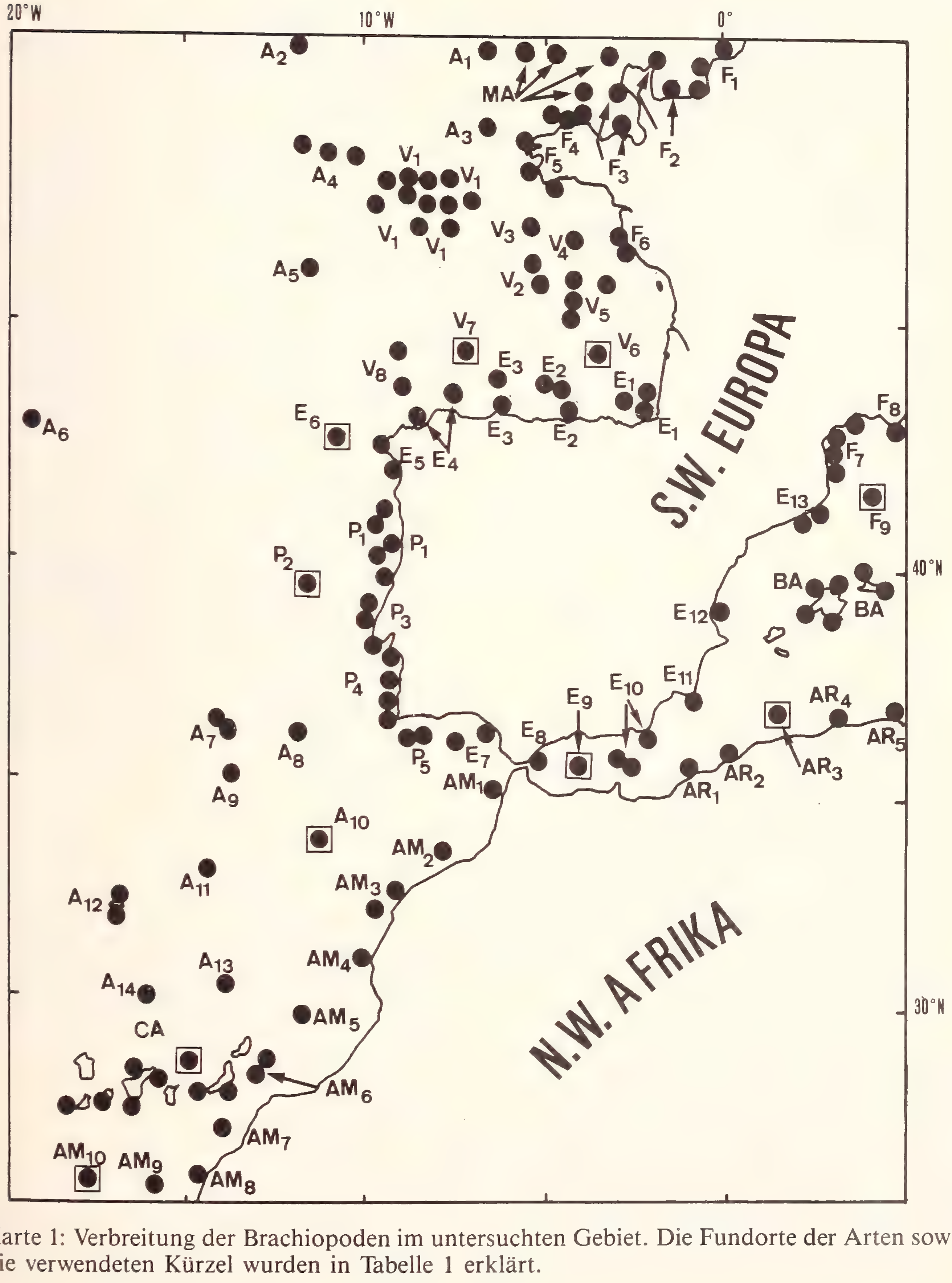
Verzeichnis der Arten	**Nummern der Zitate**
Stamm BRACHIOPODA Duméreil, 1806.	
Klasse INARTICULATA Huxley, 1869.	
Ordnung ACROTRETIDA Kuhn, 1949.	
Unterordnung ACROTRETIDINA Kuhn, 1949.	
Überfamilie DISCINACEA Gray, 1840.	
Familie DISCINIDAE Gray, 1840.	
Unterfamilie DISCINISCINAE Schuchert & Le Vene, 1929.	

Gattung *Pelagodiscus* Dall, 1908.	
1. *P. atlanticus* (King, 1868).	01 32 37 82 91 117 131 153 155 205.
Unterordnung CRANIIDINA Waagen, 1885.	
Überfamilie CRANIACEA Menke, 1828.	
Familie CRANIIDAE Menke, 1828.	
Gattung *Crania* Retzius, 1781.	
2. *C. anomala* (Müller, 1776).	01 09 10 13 18 22 24 27 28 32 33 37 38 40 44 46 50 51 58 62 66 68 69 74 77 80 82 83 85 86 87 92 93 94 95 96

Table 1: Die Abkürzungen, die rechts neben den Artnamen stehen, bezeichnen die Fundorte (s. Karte 1) der aufgesammelten Brachiopodenarten. Ihre Erklärungen sind wie folgt: A: Atlantischer Ozean. AM: Atlantische Küste Marokkos. AR: Algerien. BA: Balearen. CA: Kanarische Inseln. E: Spanien. F: Frankreich. MA: Kanal. P: Portugal. V: Golf von Biskaya.

P. atlanticus	A5 A6 A12 AM5 E2 V1.	*Megerlia* sp.	A12.
C. anomala	A2 A4 A7 AR4 AR5 BA E1 E2 E3 E5 E6 E10 F4 F7 F8 P2 P3 P4 V1 V2 V3 V5 V8.	*M. truncata*	AM1 AM3 AR1 AR3 AR4 AR5 BA CA E1 E2 E3 E4 E5 E6 E7 E8 E10 E12 E13 F5 F6 F7 F8 F9 MA P1 P3 P4 V1 V8.
Crania sp.	BA.	*Ma. cranium*	A2 A4 AM8 AM9 CA E1 E2 E3 E5 E6 F5 F8 F9 MA P1 P2 P3 P4 V1 V5 V6 V7.
Cr. gnomon	AM5 CA E2 V1.	*Ma. novangliae*	E2 V1.
Hi. cornea	A4 AM4 AM6 AM9 F4 F5 MA P2 P4 V1 V7.	*Macandrevia* sp.	A4 CA V1.
He. psittacea	E13.	*A. cistellula*	A1 AM7 AR3 AR4 E1 E3 E4 F1 F2 F3 F4 F7 F8 F9 MA P4.
T. retusa	A4 A5 A12 AM3 AM6 AR1 AR3 BA CA E1 E2 E3 E4 E9 E10 E12 E13 F4 F5 F7 F8 F9 MA P1 P2 P3 P4 V1 V3 V5 V6 V7 V8.	*A. cordata*	AR1 AR3 AR4 AR5 CA E10 F7 F8.
T. septentrionalis	A2.	*A. cuneata*	A14 AR1 AR3 BA CA E12 F7 F8.
Terebratulina sp.	V7.	*A. grandicostata*	CA.
E. ergastica	A4 AM1 AM8 AM9 AM10 CA E1 E6 V1 V7.	*Argyrotheca* sp.	A14.
E. trigona	P2 V6.	*G. capsula*	AM9 E4 F1 F2 F3 MA.
E. tuberata	A7 A14 AM10 CA E2 E6 P3 V1 V7.	*Meg. detruncata*	A1 A7 A9 A12 A14 AM1 AM3 AR1 AR5 BA CA E1 E2 E3 E7 E10 E12 F3 F4 F7 F8 MA P2 P3 P4 V1 V7.
Eucalathis sp.	CA V1.	*Megathyris* sp.	A12 V1.
Meonia? sp.	P1.	*P. anomoides*	A2 A4 AM1 AM8 AM9 AM10 E2 F7 F8 P2 P4 P5 V1.
D. subquadrata	CA? P2 P4 V6.	*P. davidsoni*	AM6 E1 E2 E3 F5 F7 F8 P2 V7.
D. wyvillei	A13 AM2 AM9 CA E3 E6 V7.	*Platidia* sp.	AR5 CA P1.
G.? cooperi	CA E2 E4 V8.	*Ph. incerta*	A12 A14 CA.
G. vitreus	A1 A7 A8 A9 AM6 AM8 AM9 AR4 AR5 BA CA E1 E2 E3 E5 E7 E10 E11 E12 F5 F7 F8 F9 P1 P2 P3 P4 P5 V1 V2 V3 V4 V5 V7.	Gener. indet. “magadiniform”	AR5 P1.
Gryphus sp.	E2 E12.	*Magellania* sp	A10.
Dallithyris? aff. *D.? sphenoidea*	AM1 AM3 AM4 CA E5 E6 E7 F9 P2 V7.	*Magas. crenulata*	CA.
Da. parva	E2.	*L. mediterranea*	A14 AR3 AR4 AR5 CA E1 F7 F8.
Da. septigera	A4 A8 CA E2 E5 E6 F4 F8 P2 P4 P7 V1 V5 V7.		
Dallina sp.	A4 BA E2 V1.		
F. dalliniformis	A4 AM3 AM6 AM8 AM9 F9 P2 V1.		
Gl. spitzbergensis	A1 P4		
M. echinata	AM8 AM9 E1 V1.		

101 107 108 110 112 113 115 116 117
122 123 124 125 126 127 128 129 132
133 135 137 142 149 152 155 156 159
161 162 163 166 167 169 170 173 174
177 179 186 189 193 198 199.
48 49.


20°W
10°W
0°
40°N
30°N
A2
A1
MA
F1
F2
F3
F4
F5
A3
A4
V1
V1
V1
V1
V3
V4
F6
A5
V2
V5
V7
V6
V8
E3
E2
E1
A6
E6
E5
E4
E3
E2
E1
S.W. EUROPA
F8
F7
E13
F9
P1
P1
P2
40°N
BA
BA
E12
P3
P4
E9
E10
E11
AR4
AR5
A7
A8
P5
E7
E8
AR2
AR3
AR1
AM1
A9
A10
AM2
A11
AM3
A12
A13
AM4
A14
AM5
CA
N.W. AFRIKA
AM6
AM7
AM10
AM9
AM8

Karte 1: Verbreitung der Brachiopoden im untersuchten Gebiet. Die Fundorte der Arten sowie die verwendeten Kürzel wurden in Tabelle 1 erklärt.

3. *Crania* sp.	
Klasse ARTICULATA Huxley, 1869.	
Ordnung RHYNCHONELLIDA Kuhn, 1949.	
Überfamilie RHYNCHONELLACEA Gray, 1848.	
Familie CRYPTOPORIDAE Muir-Wood, 1955.	
Gattung *Cryptopora* Jeffreys, 1869.	
4. *Cr. gnomon* Jeffreys, 1869.	32 43 44 71 91 105 205.
Familie FRIELEIIDAE Cooper, 1959.	
Gattung *Hispanirhynchia* Thompson, 1927.	
5. *Hi. cornea* (Fischer, 1886).	18 35 37 38 44 69 80 82 83 91 93 96 107 115 117 125 129 142 143 145 155 163 164.
Familie HEMITHYRIDIDAE Rzhonsnitskaya, 1956.	
Gattung *Hemithiris* D'Orbigny, 1847.	
6. *H. psittacea* (Gmelin, 1790).	43 96 166 174.
Ordnung TEREBRATULIDA Waagen, 1883.	
Unterordnung TEREBRATULIDINA Waagen, 1883.	
Überfamilie CANCELLOTHYRIDACEA Thomson, 1926.	
Familie CANCELLOTHYRIDIDAE Thomson, 1926.	
Unterfamilie CANCELLOTHYRIDINAE Thomson, 1926.	
Gattung *Terebratulina* D'Orbigny, 1847.	
7. *T. retusa* (Linné, 1758).	01 05 09 15 18 19 20 21 22 24 25 26 27 28 31 32 33 35 37 38 39 40 41 43 44 47 48 49 50 51 52 53 58 59 62 64 65 68 66 70 71 74 77 80 81 83 85 86 87 88 90 92 93 95 96 97 106 107 108 110 112 114 116 117 120 122 123 129 131 133 135 143 144 145 149 150 151 152 155 156 157 158 160 161 162 163 164 166 168 170 171 172 174 177 179 180 182 184 188 194 195 196 197 198 199 202.
8. *T. septentrionalis* (Couthouy, 1838).	18 142.
9. *Terebratulina* sp.	143.
Familie CHLIDONOPHORIDAE Muir-Wood, 1959.	
Unterfamilie EUCALATHINAE Muir-Wood, 1959.	
Gattung *Eucalathis* Fischer & Oehlert, 1890.	
10. *E. ergastica* Fischer & Oehlert, 1890.	32 38 79 80 82 125 129 131.
11. *E. trigona* (Jeffreys, 1878).	38 43 44 96 107 117 151 155.
12. *E. tuberata* (Jeffreys, 1878).	24 32 35 38 43 44 80 82 107 117 125 129 131 143 145 155.
13. *Eucalathis* sp.	32 131.
Gattung *Meonia* Steinich, 1963.	
14. *Meonia*? sp.	32.
Überfamilie TEREBRATULACEA Gray, 1840.	
Familie DYSCOLIIDAE Fischer & Oehlert, 1891.	
Gattung *Dyscolia* Fischer & Oehlert, 1890.	
15. *D. subquadrata* (Jeffreys, 1878).	38 43 44 96 107 108 111 112 117 126 131? 151.
16. *D. wyvillei* (Davidson, 1878).	38 43 44 54 57 58 80 82 96 115 125

	129 178.
Familie TEREBRATULIDAE Gray, 1840.	
Unterfamilie TEREBRATULINAE Gray, 1840.	
Gattung *Gryphus* Megerle von Mühlfeldt, 1811.	
17. *G.? cooperi* D'Hondt, 1976.	32 58 131.
18. *G. vitreus* (Born, 1778).	01 05 10 14 15 16 22 24 27 28 29 32 36 37 38 43 44 45 47 48 49 52 58 63 70 71 78 80 82 83 86 87 88 92 93 95 96 107 115 117 120 122 123 125 126 127 128 129 133 139 144 145 149 151 154 155 156 158 159 160 161 162 163 164 166 168 169 170 172 174 175 177 182 184 187 189 191 193 202.
10. *Gryphus* sp.	32 183.
Gattung *Dallithyris* Muir-Wood, 1959.	
20. *Dallithyris?* aff. *D.? sphenoidea* (Jeffreys) not Philippi.	14 24 32 35 37 38 43 44 58 80 82 83 96 115 117 125 129 143 145.
Unterordnung TEREBRATELLIDINA Muir-Wood, 1955.	
Überfamilie TEREBRATELLACEA King, 1850.	
Familie DALLINIDAE Beecher, 1893.	
Unterfamilie DALLININAE Beecher, 1893.	
Gattung *Dallina* Beecher, 1893.	
21. *Da. parva* Cooper, 1981.	32.
22. *Da. septigera* (Lovén, 1846).	06 07 22 24 32 34 35 38 44 57 58 69 70 71 83 96 107 117 125 126 128 129 131 139 143 144 145 151 155 158 163 170 175.
23. *Dallina* sp.	32.
Gattung *Fallax* Atkins, 1960.	
24. *F. dalliniformis* Atkins, 1960.	06 18 32 80 82.
Gattung *Glaciarcula* Elliot, 1956.	
25. *Gl. spitzbergensis* (Davidson, 1852)	44 69 93 96 151 166.
Gattung *Macandrevia* King, 1859.	
26. *Ma. cranium* (Müller, 1776).	01 05 06 32 33 35 38 43 44 51 57 58 65 66 68 69 72 74 77 78 80 82 87 93 94 96 103 104 107 108 110 112 115 117 122 125 126 127 128 129 131 142 145 151 155 166 171 175.
27. *Ma. novangliae* Dall, 1920.	32.
28. *Macandrevia* sp.	32 131.
Familie KRAUSSINIDAE Dall, 1870.	
Gattung *Megerlia* King, 1850.	
29. *M. echinata* (Fischer & Oehlert, 1890).	09 32 38 79 80 82 141 142 198? 199?.
30. *Megerlia* sp.	133.
31. *M. truncata* (Linné, 1767).	01 09 15 18 22 24 25 26 27 28 31 32 37 38 39 40 41 43 44 48 49 50 51 52 58 60 64 65 66 68 69 70 71 74 77 78 80 81 82 83 85 86 87 89 90 92 93 94 95 96 100 104 107 108 110 112 117 123 125 126 127 129 131 133 135 137 139 150 151 152 155 156 157 158 159 161 162 164 166 169 170 171 172 174 175 177 179 182 184 188 189 191 193 194 195 196 197 198 199 202 204.

Familie MEGATHYRIDIDAE Dall, 1870.	
Gattung *Argyrotheca* Dall, 1900.	
32. *A. cistellula* (Searles-Wood, 1841).	01 12 13 17 24 30 33 37 38 41 43 44 50? 51 55 56 62 65 66 68 69 72 73 74 75 77 78 82 87 96 100 101 107 109 117 125 126 127 133 136 140 147 155 166 170 171 172 174 180 185 189 192 193 204 205.
33. *A. cordata* (Risso, 1826).	01 08 22 24 27 28 37 38 43 83 98 99 107 117 124 126 127 131 133 135 137 139 147 155 156 165 166 168 169 170 171 172 174 189 190 193 198 199 200.
34. *A. cuneata* (Risso, 1826).	01 02 08 11 22 24 37 43 44 52 78 83 87 96 98 99 107 117 124 127 131 132 133 135 146 147 155 156 157 162 163 166 167 170 171 172 174 182 184 189 193 200 203.
35. *A. grandicostata* Logan, 1983.	131
36. *Argyrotheca* sp.	131.
Gattung *Gwynia* King, 1859.	
37. *G. capsula* (Jeffreys, 1859).	12 13 17 33 38 43 44 61 65 69 78 82 87 101 102 104 107 109 117 118 119 126 127 136 155 166 171 172 174 180.
Gattung *Megathiris* D'Orbigny, 1847.	
38. *Meg. detruncata* (Gmelin, 1790).	01 08 09 18 21 22 24 27 28 33 37 38 41 43 44 47 50 51 55 58 62 64 65 66 68 69 72 74 77 78 80 82 83 85 87 88 91 92 93 95 96 98 100 101 102 104 107 117 124 125 126 127 129 131 132 133 135 137 138 139 140 142 147 151 152 155 156 157 159 160 161 166 167 169 170 171 172 174 179 180 181 182 184 189 191 193 198 199 202.
39. *Megathyris* sp.	03 133 137.
Familie PLATIDIIDAE Thomson, 1927.	
Gattung *Platidia* Costa, 1852.	
40. *P. anomoides* (Scacchi & Philippi, 1844).	01 03 04 09 15 18 22 24 32 38 43 44 80 82 83 96 107 108 110 112 117 125 126 127 129 131 133 137 139 141 142 151 154 155 159 166 170 171 172 174 202.
41. *P. davidsoni* (Deslongchamps, 1885).	01 03 09 18 22 24 43 44 67 68 69 74 76 77 78 80 81 82 83 87 96 107 108 110 112 117 125 126 127 129 133 137 139 141 142 151 154 155 166 170 171 172 202.
42. *Platidia* sp.	27? 32 131.
Familie PHANEROPORIDAE Zezina, 1981.	
Gattung *Phaneropora* Zezina, 1981.	
43. *Ph. incerta* (Davidson, 1880).	131.
Familie TEREBRATELLIDAE King, 1850.	
Unterfamilie TEREBRATELLINAE King, 1850.	
Gener. indet.	
44. "magadiniform".	57 205.
Gattung *Magellania* Bayle, 1880.	
45. *Magellania* sp.	201.

Gattung *Magasella* Dall, 1870.	
46. *Mag. crenulata* Sowerby, 1846.	42 43 44 171 172 174 191 193.
Ordnung incertae sedis	
Unterordnung THECIDEIDINA Elliott, 1958.	
Überfamilie THECIDEACEA Gray, 1840.	
Familie THECIDEIDAE Gray, 1840.	
Gattung *Lacazella* Munier-Chalmas, 1881.	
47. *L. mediterranea* (Risso, 1826).	01 22 23 24 27 28 38 43 44 47 50 77 74 78 87 107 117 121 126 127 129 131 133 155 156 166 170 171 172 174 189 191 202.

Danksagung

Diese Arbeit ist während meines Aufenthaltes in der „Senckenbergischen Bibliothek" durchgeführt worden, dank eines Stipendiums des Deutschen Akademischen Austauschdienstes. Ich danke Herrn Dr. R. Hutterer für Anregungen und Durchsicht meines Manuskriptes sowie Herrn G. A. Cooper für die fachliche Klärung der Synonymie einiger Arten.

Literatur

1. Acloque, A. (1899): Faune de France contenant la description de toutes les espèces indigènes, disposées en tableaux analytiques (3ème. vol.). — Paris: J.-B. Baillière, 500 S.
2. Ancey, C. F. (1898): List of marine shells collected at Port Gueydon, Kabylia, with description of a new Cyclostremata. — Nautilus 12: 52—57.
3. Atkins, D. (1959a): The growth stage of the lophophore of the brachiopods *Platidia davidsoni* (Eudes Deslongchamps) and *P. anomiodes* (Philippi), with notes on the feeding mechanism. — J. mar. Biol. Ass. U. K. 38: 103—132.
4. — (1959b): A new species of *Platidia* (Brachiopoda) from the La Chapelle Bank region. — J. mar. Biol. Ass. U. K. 38: 133—142.
5. — (1959c): The early growth stage and adult structure of the lophophore of *Macandrevia cranium* (Müller) (Brachiopoda, Dallinidae). — J. mar. Biol. Ass. U. K. 38: 335—350.
6. — (1960a): A new species and genus of Brachiopoda from the Western Approaches and the growth stages of the lophophore. — J. mar. Biol. Ass. U. K. 39: 71—89.
7. — (1960b): A note on *Dallina septigera* (Lovén), (Brachiopoda, Dallinidae). — J. mar. Biol. Ass. U. K. 39: 91—99.
8. — (1960c): The ciliary feeding mechanism of the Megathyridae (Brachiopoda), and the growth stages of the lophophore. — J. mar. Biol. Ass. U. K. 39: 459—479.
9. — (1961): The growth stages and adult structure of the lophophore of the Brachiopoda *Megerlia truncata* (L.) and *M. echinata* (Fischer & Oehlert). — J. mar. Biol. Ass. U. K. 41: 95—111.
10. Aucapitaine, Le Baron H., (1863): Annotations au Catalogue des coquilles marines de l'Algérie. — J. Conch., Paris 11 (3ème. sér., 3): 338—342.
11. Bavay, A. (1916): Apéndice al estudio batilitológico de la Bahía de Palma de Mallorca. Moluscos recogidos con los sedimentos. — Mems Inst. español Oceanogr. 5: xxxi S.
12. Besteiro, C. & U. Urgorri (1984): Sobre la presencia de *Argyrotheca cistellula* (Searles-Wood, 1841), *Gwynia capsula* (Jeffreys, 1859) (BRACHIOPODA, TEREBRATULIDA) y *Leptosynapta minuta* (Beecher, 1906) (HOLOTHUROIDEA, APODA) en las costas gallegas. — Actas IV Simp. Ibér. Estud. Benthos Marinho 3: 219—226.
13. Bizet, E. (1892): Catalogue des Mollusques observés à état vivant dans le département de la Somme. — Mém. Soc. linn. Nord. Fr. 8: 262—405.
14. Blochmann, F. (1908): Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. — Z. wiss. Zool. 90: 396—644, Taf. 36—40.
15. Bourcier, M. & H. Zibrowius (1972—73): Les "Boues rouges" déversées dans le canyon de la Cassidaigne (région de Marseille). Observations en soucoupe plongeante SP350 (juin 1971) et résultats de dragages. — Téthys 4 (4): 811—842.
16. Bozzo, M. G. (1984): Aspectos morfológicos de la concha y espículas de *Terebratula vitrea* (Brachiopoda, Testicardina). — Misc. Zool. 8 (1): 29—34.
17. Brasil, L. (1901): Observations sur la Faune de la région de Luc-sur-Mer (Calvados). — Bull. Soc. linn. Normandie, 5ème. sér. 4: 75—83.
18. Brunton, C. H. C. & G. B. Curry (1979): British Brachiopods. (In): Synopsis of the British Fauna (17). Kermack, D. M. & R. S. K. Barnes (Hrsg.). — London: Academic Press, 64 S.

19. Cabioch, L. (1961): Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. — Cah. Biol. Mar. 2: 1—40.
20. — (1968): Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. — Cah. Biol. mar. 9 (5. Suppl.): 493—720.
21. — & J.-L. D'Hondt (1979): Sur la presence de *Megathyris detruncata* (Gmelin, 1791) brachiopode articulé au large de Roscoff (Nord-Finistere). — Trav. Stn. Biol. Roscoff 25: 1—2.
22. Caillol, H. & A. Vayssere (1913): Les bouches-du-Rhône. Encyclopédie du Département. (Vol. XII. Zoologie). — Marseille: Typographie & Lithographie Barlatier. 379 S., 21 Taf.
23. Carpine, C. (1958): Recherches sur les fonds à *Peyssonnelia polymorpha* (Zan.) Schnitz de la région de Marseille. — Bull. Inst. océanogr. Monaco 55 (1125): 50 S., 5 Taf. u. 2 Karten.
24. Carus, J. V. (1889—1893): Prodromus faunae mediterraneae . . . 2. Bd.: Brachiostomata, Mollusca, Tunicata, Vertebrata. — Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch). S.: 54—61.
25. Castric-Fey, A., A. Girard-Descatoire, F. Lafargue & M.-T. L'Hardy-Halos (1973): Etagement des algues et des invertébrés sessiles dans l'Archipel de Glénan. — Helgoländer wiss. Meeresunters. 24: 490—509.
26. —, — & — (1978—79): Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. Répartition de la faune dans les différents horizons. — Vie Milieu 28—29 (1) (sér. A—B): 51—67.
27. Caulet, J. P. (1967—68): Les sédiments meubles à Brachiopodes de la marge continentelle algérienne. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, (2ème. sér.) 39 (4): 779—792.
28. — (1972): Les sédiments organogènes du précontinent algérien. — Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris (Sci. Terre) 25: i—viii, 1—289, 5 Taf.
29. Chemmitz, J. H. (1785): Neues systematisches Conchylien-Cabinet fortgesetzet durch . . . (8. Band). — Nürnberg: G. N. Kaspe, 372 S.
30. Clark, W. (1850): On the Conovulidae, Tornatellidae and Pyramidellidae. — Ann. Mag. nat. Hist., (2ème. sér.) 6: 444—464.
31. Collard des Cherres, M. (1830): Catalogue des Testacés marins du departement du Finistère. — Act. Soc. linn. Bordeaux 4: 1—58.
32. Cooper, A. (1981): Brachiopoda from the Gulf of Gascogne, France (Recent). — Smithson. Contr. Paleobiol. 44: 1—35.
33. Cori, C. I. (1933): Brachiopoda. (In:) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. (Lief. 24. Teil 7 c3). Grimpe, G. (Hrsg.). — Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. S.: 133—150.
34. Crosse, H. (1882a): Sur la faune malacologique abyssale de la Méditerranée: par M. Fischer. — J. Conch. Paris 30 (sér. 3, 22): 246—247.
35. — (1882b): Rapport sur les traveaux de la Commission chargée par le Ministre de l'Instruction publique d'étudier la faune sous-marine dans les profondeurs de la Méditerranée et de l'Océan Atlantique, par Alphonse Milne-Edwards. — J. Conch. Paris 30 (sér. 3, 22): 312—313.
36. Dall, W. H. (1872): Supplement to the "Revision of the Terebratulidae" with additions, corrections and a revision of the Craniidae and Discinidae. — Am. J. Conch. 7: 39—85, Taf. 10—11.
37. — (1873): Catalogue of the recent species of the class Brachiopoda. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 1873: 177—204.
38. — (1921): Annotated List of the recent Brachiopoda in the collections of the United States National Museum with descriptions of thirty-three new forms. — Proc. U. S. natn. Mus. 57 (2314): 261—377.
39. Daniel, F. (1883): Faune malacologique terrestre, fluviatile et marine des environs de Brest (Finistère). — J. Conch. Paris 31 (sér. 3, 23): 223—263.
40. Dautzenberg, Ph. (1891): Contribution à la faune malacologique du Golfe de Gascogne. — Méms. Soc. Zool. Fr. 4: 604—619, Taf. 16—17.
41. — & P. H. Fischer (1925): Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. — Paris: Les Presses Universitaires de France. 180 S.
42. Davidson, Th. (1852): Sketch of a Classification of Recent Brachiopoda based upon Internal Organization. — Ann. Mag. Nat. Hist, ser. 2, 9: 361—377.
43. — (1880): Report on the Brachiopoda dredged by HMS Challenger during the years 1873—1876. (In:) Report on the scientific results of the voyage of HMS Challenger, during the years 1873—76, under the command of Captain George S. Nares and Captain Frank Tourie Thompson. Prepared under the superintendence of Sir C. Wyville Thompson (and of John Murray) (Vol. 1, part 1). — London: Eyre & Spottiswoode. 67 S., 4 Taf.
44. — (1886—88): A Monograph of Recent Brachiopoda. — Trans. Linn. Soc. Lond., ser. 2, 4, Zoology: 248 S., 30 Taf.
45. Davila, M. (1767): Catalogue systématique et raisonné des curiosités de la Nature et le l'Art, qui composent le Cabinet de M. Davila. Avec Figures en taille douce, de plusieurs morceaux qui n'avoient point encore été gravés. — Paris: Briasson. 3 Bd.
46. De Blainville, H. M. D. (1818): Dictionnaire des sciences naturelles . . . — Paris: Levrault. Bd. 11.
47. — (1828): Dictionnaire des sciences naturelles . . . — Paris: Levrault. Bd. 53.
48. De Buen, F. (1934a): Fondos de Terebrátulas y Crinoideos en el Mediterráneo occidental. — Boln

Soc. esp. Hist. nat. 34 (8—9): 439—444.
49. — (1934 b): Primera campaña biológica a bordo de "Xauen" en aguas de Mallorca. — Trab. Inst. esp. Oceanogr. 6: 89 S.
50. De Folin, L. le Marquis (1867): Sous les mers. Campagnes d'Explorations du Travailleur et du Talisman. — Paris: J.-B. Baillière et fils. 340 S.
51. — & P. Fischer (1871): Recherches bathymétriques sur la fosse du Cap Breton durant l'année 1871. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris 72: 862—866.
52. — & L. Périer (1876): Dragages profonds au large de Marseille. — (In:) Les fonds de la mer. Etude internationale sur les particularités nouvelles des régions sous marines (Tome III). De Folin, L. & L. Périer (Hrsg.). — Paris: Savy. S.: 13—21.
53. De Haro, A. (1960): Sobre la anatomía del manto de *Terebratulina caputserpentis* (Brachiopoda, Testicardina). — Publ. Inst. Biol.apl., Barcelona 31: 101—112.
54. De Monaco, S. A. S. le Prince (1905): Sur la campagne de la "Princesse Alice". — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris 140: 1373—1376.
55. Deslongchamps, E. E. (1858): Note sur les brachiopodes observés à Guernsey. — Bull. Soc. linn. Normandie 3: 119—122.
56. — (1867): Note sur la présence de l'*Argiope cistellula* sur la côte de Port-en-Bessim. — Bull. Soc. linn. Normandie, 2ème. sér., 1: 360—362.
57. D'Hondt, J.-L. (1973): Bryozoaires et brachiopodes de la campagne Nordatlante. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris (Zool.) 118: 1209—1223.
58. — (1976): Sur quelques Brachiopodes actuels (Ocán Atlantique, Méditerranée, Kerguelen). — Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris 3ème. sér. (350), Zool. 243: 1—13.
59. — & M. Mathieu (1984): Etude de l'intestin et de la glande digestive de *Terebratula retusa* (L.) (Brachiopoda). III. Observations radioautographiques. — Bull. Soc. Zool. Fr. 109: 257—268.
60. D'Orbigny, A. (1834): Mollusques, Echinodermes, Foraminifères et Polypiers, recueillies aux îles Canaries par MM. Webb et Berthelot, et décrits par Alcide d'Orbigny. — Paris: Bethune, 152 S., 13 Taf.
61. Duprey, E. (1883): On the Abyssal Malacological Fauna of the Mediterranean. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5, 9: 477—479.
62. Echalier, G. & M. Prenant (1951): Inventaire de la faune marine de Roscoff. Bryozoaires-Echinodermes. — Trav. Stn. Biol. Roscoff, N. S. (fasc. 4—6, Suppl. 4), 2: 1—34.
63. Favart D'Herbigny, M. l'Abbé (1775): Dictionnaire d'Histoire Naturelle, qui concerne les Testacées ou les coquillages de Mer, de Terre & d'Eau-douce. — Paris: Bleuet. 3 Bd.
64. Fischer, P. (1869): Faune conchyliogique marine du département de la Gironde et des côtes du Sud-Ouest de la France. Supplèment. — Act. Soc. linn. Bordeaux 27: 71.
65. — (1870): Brachiopodes des côtes océaniques de France. — J. Conch., Paris 18 (3ème. sér., 10): 377—379.
66. — (1871): Brachiopodes des côtes océaniques de France (Supplément). — J. Conch., Paris 19 (3ème. sér., 11): 103—105.
67. — (1872): Brachiopodes des côtes océaniques de France (2° Supplément). — J. Conch., Paris 20 (3ème. sér., 12): 160—164.
68. — (1873): Faune conchyliologique marine du département de la Gironde et des côtes du Sud-Ouest de la France; deuxième supplément. — Act. Soc. linn. Bordeaux 29: 193—255.
69. — (1878): Essai sur la distribution géographique des Brachiopodes et des Mollusques du littoral océanique de la France. — Act. Soc. linn. Bordeaux 32 (4ème. sér., 2): 171—214.
70. — (1882 a): Sur la faune malacologique abyssale de la Méditerranée. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 94 (17): 1201—1203.
71. (1882 b): On the Abyssal Malacological Fauna of the Mediterranean. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5, 9: 477—479.
72. — (1875—79): Chapitre L. Catalogue des invertébrés de la rade de Gijón. — (In:) Les fonds de la mer. Etude internationale sur les particularités nouvelles des régions sous-marines. (Tome III) — De Folin, L. & L. Périer (Hrsg.). S.: 220—223.
73. — & L. De Folin (1872): Note sur les dragages exécutés dans la fosse du Cap Breton durant l'année 1871. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 74: 750—753.
74. —, — & L. Périer (1872 a): Recherches bathométriques dans la fosse du Cap Breton en 1870. — (In:) Les fonds de la mer. Etude internationale sur les particularités nouvelles des régions sous marines. De Folin, L. & L. Périer (Hrsg.) (Tome II). — Paris: Savy. S.: 19—28.
75. —, — & — (1872 b): Exploration bathométrique de la fosse du Cap Breton. Campagne de 1871. — (In:) Les fonds de la mer. Etude internationale sur les particularités nouvelles des régions sous marines. De Folin, L. & L. Périer (Hrsg.) (Tome II). — Paris: Savy. S.: 29—34.
76. —, — & — (1872 c): Exploration de la fosse de Cap Breton en 1872. — (In;) Les fonds de la mer. Etude internationale sur les particularités nouvelles des régions sous marines. De Folin, L. & L. Périer (Hrsg.) (Tome II). — Paris: Savy. S.: 65—84.

77. —, — & — (1875—79): Chapitre XLIX. Explorations de la Fosse de Cap-Breton, de 1871 à 1876. — (In:) Les fonds de la mer. Etude internationale sur les particularités nouvelles des régions sous marines. De Folin, L. & L. Périer (Hrsg.) (Tome III). — Paris: Savy. S.: 202—219.
78. — & H. Harant (1930): Bryozoaires, Brachiopodes, Mollusques, Protochodés (Amphioxus, Tuniciers). — (In:) La Faune des la France en tableaux synoptiques illustrés (fasc. 9). — Paris: Librairie Delagrave. 172 S.
79. — & D. P. Oehlert (1890 a): Diagnoses de nouveaux Brachiopodes. — J. Conch., Paris, 38 (3ème. sér., 30): 70—74.
80. — & — (1890b): Sur la repartition stratigraphique des Brachiopodes de mer profondes, recueillis durant les expéditions du Travailleur et du Talisman. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 111: 247—249.
81. — & — (1890c): Brachiopodes provenant des campagnes de l'Hirondelle en 1886, 1887, 1888 (Golfe de Gascogne, Açores, Terre-Neuve). — Bull. soc. Zool. Fr., 15: 118—121.
82. — & — (1891): Brachiopodes. — (In:) Expéditions scientifiques du Travailleur et Talisman pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883 (Bd. 2). 140 S., Taf.: 1—8.
83. — & — (1892): Brachiopodes de l'Atlantique Nord. — Résultats des Campagnes scientifiques accomplies sur son Yacht par Albert 1^{er} Prince souverain de Monaco, 3: 30 S., 2 Taf.
84. Foster, M. W. (1892): Brachiopoda. — (In:) Synopsis and Classification of Living Organisms, Parker, S. P. (Hrsg.). — New York: McGraw Hill Book Co., S.: 773—780, Taf.: 132—135.
85. Gasull, L. (1971): Braquiopodos de Baleares. — Boln soc. Hist. Nat. Baleares, 16: 95—104.
86. Gervais, P. (1845): Zoologie de la France. — Paris: J. J. Dubochet, S.: 494—595.
87. Granger, A. (s. d.): Mollusques (Bivalves), Tuniciers, Bryozoaires. — (In:) Histoire Naturelle de la France (7ème. partie). — Paris: Emile Deyrolle. 256 S., 18 Taf.
88. Granier, J. (1978): Note sur quelques brachiopodes dragués par les chalutiers du Gran-du-Roi (Gard). — Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 47 (2): 66—68.
89. Gronovius, L. Th. (1871): Zoophylacium Gronovianum exhibens Animalia Quadrupeda, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes, Mollusca, Testacea et Zoophyta, quae in Museo suo adservasit examini subjecit, sistematice disposuit atque descripsit. — Lugduni Batavorum: Th. Haak et Socium et Samuelem et J. Luchthaus. 380 S. + 21 S., 20 Taf.
90. Guernes, J. & Th. Barrois (1881). La faune littorale de Concarneau. — (In:) Zoologischen Jahresbericht für 1881, Carus, J. V. (Hrsg.). Leipzig: W. Engelmann. S.: 62.
91. Helmcke, J.-G. (1940): Die Brachiopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition. — Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia" 1898—1899, 24 (3): 215—316.
92. Hidalgo, J. G. (1867): Catalogue des Mollusques testacés marins des côtes de l'Espagne et des îles Baleares. — J. Conch. Paris, 3ème. sér., 7: 1—163, Taf. 12.
93. — (1870—90): Moluscos marinos de España, Portugal y las Baleares (3 tomos). — Madrid: Imprenta de M. Ginesta. 346 S., 85 Taf.
94. — (1886): Catálogo de los moluscos recogidos en Bayona de Galicia y lista de las especies marinas que viven en la costa noroeste de España. — Rvta. Acad. Vienc. exact. fís. nat. Madr., 21 (7): 373—414.
95. — (1890—91): Obras malacológicas de J. G. Hidalgo. Parte II. Estudios preliminares sobre los moluscos terrestres y marinos de España, Portugal y las Baleares (Bibliografía crítica). — Mems Acad. Cienc, exact. fís. nat. Madr., 15, 1: i—iv, 1—736.
96. — (1916): Datos para la fauna española (Moluscos y Braquiópodos). — Boln. R. Soc. esp. Hist. Nat., 16: 235—246.
97. Holme, N. A. (1966): The bottom fauna of the English Channel. Part 2. — J. mar. biol. Ass. U. K., 46: 401—493.
98. Jaquotte, R. (1962): Etude des fonds de maërl de Mediterranée. — Recl Trav. Stn mar. Endoume, Bull. 26 (fasc. 41): 141—235.
99. — (1963): Significance biocoenotique des fonds à *Peyssonnellia polymorpha* (Zan.) Schnitz des côtes de Provence (De la Baie de Marseille aux îles d'Hyères). — Recl Trav. Stn mar. Endoume, Bull. 29 (fasc. 44): 27—41.
100. Jeffreys, G. (1858): Gleanings in British Conchology. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 3, 2: 117—133, Taf. 5.
101. Jeffreys, J. G. (1863): British Conchology, or an account of the Mollusca which now inhabitat the British Isles and the sorrounding Seas, Vol. 2. Marine shells, comprising the Brachiopoda and the Conchyfera from the family of Anomiidae to that of Mactridae. — London: John Van Voorst. 466 S., 8 Taf.
102. — (1866): Report on Dredging among the Channel Isles. — Rep. Br. Ass. Advmt. Sci., 35: 1—3.
103. — (1868): Last report on dredging among the Shetland isles. — Ann. Mag. Nat. Hist., 1868: 2—20.
104. — (1869a): British Conchology, . . . (Vol. 8). — London: John van Voorst. 259 S., 102 Taf.

105. — (1869 b): The deep-sea dredging expedition in HMS "Porcupine" 1. — Natural History. — Nature, 1: 135—137.
106. — (1875): Submarine-Cable Fauna. — Ann. Mag. Nat. Hist., 1875: 169—170.
107. — (1878): On the Mollusca procured during the "Lightning" and "Porcupine" Expeditions, 1868—70 (Part 1). — Proc. of the Scientific Meetings of the Zool. Soc. Lond., 1878: 393—416, Taf. 22—23.
108. — (1880 a): The French Deep-Sea Exploration in the Bay of Biscay. — Rep. Br. Ass. Advmt. Sci., 1880: 378—390.
109. — (1880 b): Note on *Argiope capsula*. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5, 6: 406—407.
110. — (1880 c) The Deep-sea Mollusca of the Bay of Biscay. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5, 6: 315—319.
111. — (1880 d): Additional List of Deep-Sea Mollusca of the Bay of Biscay. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5, 6: 374—375.
112. — (1881): Chapitre IX. Mollusques. — (In:) Les fonds de la mer. Etude internationale sur les particularités nouvelles des régions sous-marines (Bd. 4). De Folin, L. & L. Périer (Hrsg.). — Paris: Savy, S. 140—144.
113. Joubin, L. (1886): The Anatomy of Crania "Recherches sur l'Anatomie des Brachiopodes Inarticulés". — Archs Zool. exp. gén., 4: 161.
114. — (1887): Note sur l'anatomie des Brachiopodes articulés. — Bull. Soc. zool. Fr., 12: 119—126, Taf. 1.
115. — (1907): Note sur les Brachiopodes recueillis au cours des dernières croisières du Prince de Monaco. — Bull. Inst. océanogr. Monaco, 103: 1—9.
116. Keferstein, W. (1862): Dritte Klasse, Armkiemen-Muscheln: Branchionacephala (Armfüßer, Brachionopoda); -Arm- oder Mantel Kiemer, Palliobranchia). — (In:) Die Klassen und Ordnungen der Weichtiere (Malacozoa), wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild von Dr. H. G. Bronn, Dritten Bandes erste Abtheilung, Kopflose Weichthiere (Malacozoa, Acephala). — Leipzig u. Heidelberg: C. F. Winter'sche Verlagshandlung. S.: 224—316.
117. Kobelt, W. (1888): Prodromus Faunae Molluscorum Testaceorum maria europeae inhabitantium. — Nürnberg: Bauer & Raspe. 550 S.
118. Koehler, R. (1885 a): Contribution à l'étude de la faune littorale des îles Anglo-Normandes (Jersey, Guernsey, Herm et Sark). — Annls Sci. nat., Zool. & Paleont., 6ème. sér., 20 (4): 1—62, Taf. 1.
119. — (1885 b): Recherches sur la faune marine des îles Anglo-Normandes. — Bull. Soc. Sc. Nancy, 2ème. sér, 7: 51—120.
120. Laborel, J., J. M. Peres, J. Picard & J. Vacelet (1961): Etude directe des fonds de parages de Marseille de 30 à 300 m avec la soucoupe plongeante Cousteau. — Bull. Inst. océanogr., Monaco, 58 (1206): 16 S.
121. Lacaze-Duthiers, H. (1861): Histoire naturelle des Brachiopodes vivants de la Méditerranée. — Annls. Sci. nat, 6ème. sér., Zool., 15: 259—330, Taf. 5.
122. Lamy, E. (1913): Mollusques testacés et Brachiopodes de la croisière 1913 du Pourquoi Pas? dans l'Atlantique et dans les Mers boréales. — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 19: 593—603.
123. — & M. André (1941): Notes sur les espèces Lamarckiennes de Brachiopodes vivants. — J. Conch. Paris, 84 (2—3): 183—196, 279—299.
124. Laubier, L. (1966): Le coralligène d'Albères: monographie biocenotique. — Ann. Inst. océanogr. Monaco (N. S.), 43: 137—316.
125. Le Danois, E. (1948): Les Profondeurs de la mer. Trente ans de recherches sur la faune sousmarine au large des côtes de France. — Paris: Payot. 303 S.
126. Locard, A. (1886): Prodrome de Malacalogie française. Mollusques Marins. — Annls Soc. Agric. hist. nat. Arts util. Lyon, 5ème. sér., 9: 1—320.
127. — (1891): Les coquilles marines des cotes de France. Descriptions des Familles, Genres et Espèces. — Annls Soc. linn. Lyon, 37: 3—384.
128. — (1896): Mollusques Testacés et Brachiopodes. (In:) Résultats scientifiques de la Campagne du "Caudan" dans le Golfe de Gascogne. — Annls Univ. Lyon, 26: 129—241, Taf. 5—6.
129. — (1899): Les coquilles marines au large des côtes de France. Faune pelagique et faune abyssale. — Paris: J.-B. Baillière et fils. 198 S.
130. Logan, A. (1979): The Recent Brachiopoda of the Mediterranean Sea. — Bull. Inst. océanogr. Monaco: 72: (1434): 112 S., 10 Taf.
131. — (1983): Brachiopoda collected by Cancap I—III Expedition to the south-east North Atlantic 1976—1978. — Zool. Meded., 57 (18): 165—189, Taf. 1.
132. Mac Andrew, R. (1851): Notes on the Distribution and Range in depth of Mollusca and other marine animals observed on the coasts of Spain, Portugal, Barbary, Malta and Southern Italy in 1849. — Rep. Br. Ass. Advmt. Sci., 20: 264—304.
133. — (1852): Note on the Mollusca observed during a short visit to the Canary and Madeira Island, in the months of April and May 1852. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2, 10: 100—108.
134. — (1854): On the geographical distribution of Testaceous Mollusca in the North Atlantic and Neighbouring seas. — Liverpool: H. Greenwood. 51 S.

135. — (1857): Report on the Marine Testaceous Mollusca of the North-east Atlantic and neighbouring Seas, and the physical conditions affecting their development. — Rep. Br. Ass. Advmt. Sci., 26: 101—158.
136. Mace, J. A. (1860): Essai d'un catalogue des Mollusques marins terrestres et fluviatiles vivant dans les environs de Cherbourg et de Valognes. — Congrès scientifique de France tenu à Cherbourg en sept. 1860, S.: 241—288.
137. Marion, A.-F. (1878): Dragages au large de Marseille. — Ann. Sci. nat., 6ème. sér., Zool., 8 (7): 48 S., Taf. 15—18.
138. — (1883 a): Esquisse d'une topographie zoologique du Golfe de Marseille. — Annls Mus. Hist. nat. Marseille, Zoologie, 1 (Mém. 1): 108 S.
139. — (1883 b): Considerations sur la faune profonde de la Méditerranée. — Annls Mus. Hist. nat. Marseille, Zoologie, 1 (Mém. 2): 50 S.
140. Marshall, J. T. (1888): *Argiope decollata* at Scilly. — J. Conch., Paris, 5: 361—362.
141. Massy, A.-L. (1916): Mollusca and Brachiopoda of the Irish Atlantic slope. Between 50 and 100 fathoms. — J. Conch., Lond., 15: 48—51.
142. — (1925): The brachiopoda of the coasts of Ireland. — Proc. R. Ir. Acad., 37 (B): 37—46.
143. Milne-Edwards, A. (1881 a): Compte rendu sommaire d'une exploration zoologique faite dans l'Atlantique, à bord du navire le Travailleur. — C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, 93 (23): 931—936.
144. — (1881 b): Compte rendu sommaire d'une exploration zoologique faite dans la Méditerranée, à bord du navire de l'Etat "le Travailleur". — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 93: 876—882.
145. — (1882): Rapport sur les Travaux de la Commission chargée par M. le Ministre de l'Instruction Publique d'étudier la faune sous-marine dans les grandes profondeurs de la Méditerranée et de l'Océan Atlantique. — Archs Missions Scient. et Littér., 3ème. sér., 9: 63 S., 2 Kart.
146. Miquel, M. (1902): Moluscos que deben considerarse como de la fauna española. — Boln. Soc. esp. Hist. nat, 2: 301—302.
147. Monteiro-Marques, V. V. (1981): Peuplements des planches envasés de trois grottes sous-marines de la région de Marseille. Etude préliminaire. — Téthys, 10 (1): 89—96.
148. Moore, R. C. (1965): Treatise on Invertebrate Paleontology (Part H, Brachiopoda). — New York: The Geological Society of America. 927 S.
149. Murina, G.-V. V. (1984): Pervye svedeniya po kolichestvennomu raspredeleniyu i troficheskim gruppirovkam makrozoobentosa banok Al'boranskogo morya. — Ekologiya morya: 65—70.
150. Nobre, A. (1884): Molluscos marinhos do Noroeste de Portugal. — Porto: Typographia de A. H. Morgado. 58 S.
151. — (1931): Brachiopodes de Portugal. — Anais Fac. Ciênc. Porto, 17: 107—122, Taf. 1.
152. — (1942): Estudo sôbre os organismos recolhidos pela Missao hidrográfica da costa de Portugal, nos anos de 1923, 1924, 1927, e 1928. — Mems. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, 134: 80 S.
153. Odhner, N. H. (1960): Brachiopoda. — Rep. Swed. deep Sea Exped. (Bd. 2), Zoology, 23: 403—406.
154. Oehlert, P. (1881): Report on the scientific Results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. — Zoology, vol. 1, Part. 1, Report on the Brachiopoda by Th. Davidson. — J. Conch. Paris, 29 (3ème. sér., 21): 61—67.
155. — (1887): Appendice, Brachiopodes. — (In:) Manuel de Conchyliologie et de paléontológie conchyliologique ou Histoire Naturelle des Mollusques vivants et fossiles suivi d'un appendice sur les Brachiopodes. — Paris: F. Savy, S.: 1189—1334.
156. Pajaud, D. (1974): Ecologie des Thécidées. — Lethaia, 7 (3): 203—218.
157. Pallary, P. (1900): Coquilles marines du littoral du département d'Oran. — J. Conch., Paris, 48: 211—422, Taf. 6—8.
158. Peres, J. M. (1964): Campagnes de la Calypso en mer d'Alboran et dans la baie Ibéro-Marocaine (1958) (suite). 4. Contribution à l'étude des peuplements benthiques du Golfe Ibéro-Marocain. — Ann. Inst. océanogr. Monaco, 41: 3—20.
159. — (1967): The Mediterranean benthos. — Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 5: 449—553.
160. — (1982): Major benthic assemblages. — (In:) Marine Ecology (Vol. 5, part 1). Kinne, O. (Ed.). — New York: John Wiley & Sons Ltd. S.: 373—522.
161. — & J. Picard (1955): Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique Nord-Oriental. — Archs. Zool. Exp. Gen., 92 (1): 1—72.
162. — & — (1958): Manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. — Recl. Trav. Stn. mar. Endoume, 23 (14): 1—122.
163. — & — (1964): Nouveau manuel de bionomie benthique de la Méditerranée. — Recl. Trav. Stn mar. Endoume, 31 (47): 1—137.
164. Petit de la Saussaye, M. (1851): Suite du Catalogue des coquilles marines des côtes de France. — J. Conch., Paris, 2: 373—395.
165. — (1857): Supplément au catalogue des Mollusques marins qui vivent sur les côtes de France. — J. Conch., Paris, 6 (2ème. sér., 2): 350—368.

166. — (1869): Catalogue des Mollusques testacés des Mers d'Europe. — Paris: Savy. 312 S.
167. Picard, J. (1956): Les peuplements benthiques des Amphores du Grand-Couglu. — Ann. Inst. océanogr., Monaco, 32: 155—164.
168. — (1965): Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. — Recl. Trav. Stn mar. Endoume, Bull. 36 (fasc. 52): 1—160.
169. Pruvot, G. (1895): Coup d'oeil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (Golfe de Lion). — Archs Zool. exp. gén., 3ème. sér., 3: 629—660, Taf. 30.
170. — (1897): Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (Côtes de Bretagne) comparés à ceux du Golfe de Lion. — Archs Zool. exp. gén., 3ème. sér., 5: 511—664, Taf.: 21—26.
171. Reeve, L. (1861 a): A Revision of the History, Synonymy and geographical Distribution of the Recent Terebratulae. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 3, 7: 169—190.
172. — (1861 b): Revision générale des Térébratules vivantes. — J. Conch. Paris, 9 (3ème. sér., 1): 119—143.
173. — (1862): A Revision of the History, Synonymy and geographical Distribution of the Recent Craniae and Orbiculae. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 3, 10: 126—133.
174. — & G. B. Sowerby (1843—1878): Conchyliogia iconica or figures and descriptions of the shells of molluscous animals, with critical remarks on their synonymes, affinities, and circumstances of habitation. — London: 20 Bd., 2727 Taf.
175. Renvell, A. (1909): The Brachiopoda collected by the "Huxley" from the North Side of the Bay of Biscay in August 1906. — J. mar. Biol. Ass. U. K., 8: 392—393.
176. Reyss, D. (1964): Observations faites en soucoupe plongeante dans deux vallées sous-marines de la mer catalane: le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. — Bull. Inst. océanogr. Monaco, 63 (1308). 8 S.
177. — (1971): Les canyons sous-marins de la mer catalane, le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. III. Les peuplements de macrofaune benthique. — Vie Milieu, 22 (3), sér. B: 529—613.
178. Richard, J. (1905): Campagne scientifique du yatch "Princesse Alice" en 1904. — Bull. Inst. océanogr. Monaco, 41: 1—30.
179. Rioja, E. (1917): Notas sobre una excursión por las costas de Gijón. — Boln R. Soc. esp. Hist. Nat., 17: 488—494.
180. Rioult, M. (1971): *Argyrotheca cistellula* (Searles-Wood) (Brachiopoda, Terebratellacea) au large des côtes de Calvados. — Bull. Soc. linn. Normandie, 102: 26—28.
181. Ros, J. D., J. Romero, E. Ballesteros & J. M. Gili (1985): Diving in Blue Water. The Benthos. — (In:) Western Mediterranean. Margaleff, R. (Hrsg.). — Oxford: Pergamon Press. S.: 233—295.
182. Rosello, E. (1910 a): Los moluscos de Valencia. Relación de las conchas de moluscos recogidas en la región y golfo de Valencia. — Rvta Montserratina, secc. 4°: 275—281.
183. — (1910 b): Notas conquiológicas. Asociación española para el progreso de las Ciencias, secc. 4°, — Ciencias Naturales (sesión del 18. 5. 1910): 5 pp.
184. Rosello Bru, E. (1934): Catálogo de la colección conguiológica donada a la ciudad de Valencia por D. Eduardo Roselló Bru. — Valencia: La Gutenberg, 78 S.
185. Saldanha, L. (1982): Peuplements benthiques littoraux de substrat rocheux de la côte de Portugal. — Actas I Simp. Ibér. Estud. Bentos Mar., 2: 781—793.
186. Sars, M. (1859): Bidrag til en Skildring af den arctiske Molluskfauna ved Norges nordlige Kyst. — Forh. VidenskSelks. Krist. 1858: 34—87.
187. Schröter, J. S. (1786): Einleitung in die Conchylienkenntnis nach Linné (3. Band). — Halle: J. J. Gebauer. 596 S, Taf. 8—9.
188. Servain, G. (1888): Catalogue des coquilles marines recueillies à Concarneau et dans la baie de la Forest (Finistère). — Lyon: Imprimerie Pitrat Ainé. 120 S.
189. Seurat, L. G. (1930): Explorations zoologique de l'Algérie. — Paris: Masson. 708 S.
190. Simon-Papyn, L. (1965): Installation expérimentale du Benthos sessile des petits subrats durs de l'étage circalittoral en Méditerranée. — Recl. Trav. Stn. mar. Endoume, Bull. 39 (fasc. 55): 51—94.
191. Sowerby, G. B. (1847): Thesaurius conchyliorum or Monographs of genera of shells (Bd. 1). — London: Sowerby. 438 S.
192. Stiasny, G. (1933): Verzeichnis der Brachiopoden-Sammlung des naturhistorischen Reichsmuseum in Leiden. — Zool. Meded. Leiden, 15: 129—148.
193. Suess, E. (1859): Über die Wohnsitze der Brachiopoden. — Sber. Akad.Wiss. Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, 37: 185—248.
194. Tasle (1864): Catalogue des Mollusques observés dans le département du Morbihan. — Bull. Soc. polymath. Morbihan, 1864: 24 S. + 10 S. (Suppl.).
195. — (1867): Histoire naturelle du Morbihan. — Catalogues raisonnés des productions des trois règnes de la nature recueillies dans le département. — Vannes: L. Galles. 72 S.
196. Tasle, P. (1868): Faune malacologique marine de l'Ouest de la France. Catalogue des Mollusques observés dans l'Atlantique Français, depuis les parages de Brest jusqu'aux frontières d'Espagne. — Annls. Acad. Rochelle, sect. Sciences Naturelles, 1866—67 (8): 55—144.

197. — (1870): Faune malacologique marine de l'Ouest de la France. Catalogue des Mollusques observés dans l'Atlantique Français, depuis les parages de Brest jusqu'aux frontières d'Espagne. — Annls. Acad. Rochelle, sect. Sciences Naturelles, Supplément, 1868—69 (9): 167—227.
198. Templado, J., M. Garcia-Carrascosa, L. Baratech, R. Capaccioni, A. Juan, A. Lopez-Ibor, R. Silvestre & C. Masso (1986): Estudio preliminar de la fauna asociada a los fondos coralíferos del mar de Alborán (S. E. de España). — Boln Inst. español Oceanogr., 3 (4): 93—104.
199. — & A. A. Luque (1986): Braquiópodos de los fondos de *Corallium rubrum* (L.) próximos a la isla de Alborán (SE de España). — Boln Inst. español. Oceanogr., 3 (4): 111—114.
200. True, M. A. (1970): Etude quantitative des 4 peuplements sciaphiles sur substrat rocheux dans la région marseillaise. — Bull. Inst. océanogr., Monaco, 69 (1401): 1—48.
201. von Willemöes-Suhm, R. (1876): Preliminary to Professor Wyville Thomson, F. R. S., Director of the Civilian Scientific Staff, on Observations made during the earlier part of the Voyage of H. M. S. "Challenger" . — Proc. R. Soc. Lond., 24: 569—851.
202. Vaissiere, R. & G. Fredj (1963): Contribution à l'étude de la faune benthique du plateau continental de l'Algérie. — Bull. Inst. océanogr. Monaco, 60 (1272 A): 83 S., 5 Kart.
203. Vallespinos, F., Ll. Campas, E. Juan & Ll. Polo (1976): Comunidades bentónicas de sustrato duro del litoral NE español. II. Tipos de costa; hidrografía y bionomía. — Inm. Ciencia, 10—11 (3): 47—74.
204. Weinkauff, H. C. (1862): Catalogue des coquilles marins recueillis sur les côtes de l'Algérie. — J. Conch., Paris, 10 (3ème. sér., 2): 301—371.
205. Zezina, O. N. (1976): Ekologiya i rasprostranenie sovremennykh brakhiopod. — Moskva: Izdatel'stvo "Nauka". 138 S.

Univ.-Doz. Dr. José Ignacio Saiz Salinas, Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, E-48.080 Bilbao, Apdo. 644 (Spanien).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 155—162	Bonn, Juli 1989

Fritz Frank in memoriam

11. 2. 1914—3. 8. 1988

Im ersten Jahrgang dieser Zeitschrift, 1950, erschienen „Die Vögel von Opuk" von Dr. Fritz Frank, die Frucht eines kriegsbedingten Aufenthaltes an der Ostspitze der Krim und zugleich seine letzte genuin ornithologische Arbeit. Fast vier Jahrzehnte später sei an gleicher Stelle seiner gedacht.

1914 als Sohn eines Gymnasialprofessors in Oldenburg geboren und aufgewachsen, fand er in seinem Lehrer Sartorius einen frühen Förderer seiner naturkundlichen Neigungen, der ihn auch zur Ornithologie lenkte und ihm die Möglichkeit gab, nach dem Abitur 1932 als Vogelwart auf der Nordsee-Insel Mellum zu arbeiten.

Das 1932 in Freiburg begonnene Zoologie-Studium setzte er im folgenden Jahr in Berlin fort, wo die Persönlichkeit von Erwin Stresemann ihn sogleich faszinierte und lebenslang nicht mehr losgelassen hat. Nach einer zweijährigen Unterbrechung des Studiums durch den Wehrdienst promovierte er 1938 unter der Leitung von Stresemann mit einer Arbeit über die Färbung der Vogelfeder. Die Beschäftigung mit der Blaustruktur führte zu einem Forschungsauftrag des Reichsforschungsrates zur Untersuchung tierischer Feinst-Strukturen mit dem soeben von Siemens & Halske entwickelten Elektronenmikroskop, den er, im August 1939 zum Kriegsdienst einberufen, nicht mehr ausführen konnte.

Der Einsatz beim Heer vor allem in Skandinavien, Südrußland und dem nördlichen Balkan schlug sich in etlichen ornithologischen Notizen nieder und lieferte ihm das Material zu den Vögeln von Opuk. Bei Kriegsende geriet er als Oberleutnant in russische Gefangenschaft, aus der er erst Anfang 1950 zurückkehren konnte.

Nach kurzer Tätigkeit für das Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht fand Fritz Frank 1951 bei dem zur Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft gehörenden Institut für Grünlandfragen in seiner Heimatstadt Oldenburg ein überaus fruchtbares Tätigkeitsfeld. Die umgebenden Wesermarschen sind mindestens seit dem 15. Jahrhundert regelmäßig von Massenvermehrungen der Feldmaus befallen, und die in den 50er Jahren sehr ausgedehnte Melioration der Hochmoore vergrößerte die Populationsflächen. Über die Lebensweise dieser Wühlmaus war wenig bekannt — Klaus Zimmermann und Georg Stein hatten sich kurz zuvor mit ihr zu beschäftigen begonnen —, wie die kleinen Nager überhaupt kaum die Aufmerksamkeit der Zoologen gefunden hatten. Frank konnte in ausgedehnten Freiland-, Gehege- und Käfiguntersuchungen erstaunlich rasch das Wesentliche der Feldmaus-Biologie klären und die populationsdynamischen Abläufe, vor allem die biologischen Mechanismen der zyklischen Massenvermehrungen und deren dramatische Zusammenbrüche bis in die Einzelheiten aufdecken. Er erkannte dabei das enorme Fortpflanzungspotential durch hohe Wurfgröße, dichte Wurffolge und sehr frühen Eintritt der Geschlechtsreife, dann das Verdichtungspotential durch Revierverkleinerungsvermögen und Nestgemeinschaften der Weibchen. Das Zusammenbruchsgeschehen erklärte er — ausgehend von der von Christian 1949 an *Lepus americanus* beobachteten shock disease und Vermutungen von Chitty 1952 an englischen Erdmäusen — mit einer bei sehr hoher Populationsdichte wirksam werdenden psychischen Komponente (Klaus Zimmermann: „Gedrängefaktor"), die aufgrund pausenloser intraspezifischer Aggression über die ständige Stimulation der Hypophyse und der Nebennierenrinde zu einer subletalen Hypoglykaemie führt und bei plötzlicher Wetterverschlechterung den Tod nahezu sämtlicher Individuen einer Population in kürzester Frist zur Folge hat.

Seine Erkenntnisse über die Feldmaus legte er 1952—57 in 26 Veröffentlichungen nieder und schloß sie ab mit einer Arbeit über „The causality of microtine cycles in Germany" im Journal of Wildlife Management 1957. Wenn er diesen Artikel auch im Untertitel als second preliminary research report bezeichnete, so muß er doch das Thema als für ihn ausgeschöpft und die dynamischen Prozesse für grundsätzlich geklärt angesehen haben, denn er ist in den Publikationen aller späteren Jahre niemals mehr auf den Massenwechsel der Feldmaus zurückgekommen.

So ist auch der von ihm mehrfach angekündigte III. Teil seiner „Beiträge zur Biologie der Feldmaus" in den Zoologischen Jahrbüchern (I. Gehegeversuch, 1954; II. Laboratoriumsergebnisse, 1956) über seine Freilanduntersuchungen nicht mehr erschienen. Im Gespräch Anfang der sechziger Jahre sagte er, sein Material von etwa 35 000 Lebendfängen sei für manche Fragestellung noch zu klein, andererseits die Mühe der Aufarbeitung immens: Zur Behebung beider Mängel fehle es seinem Institut an materieller und personeller Ausstattung. Außerdem fühle er sich der inzwischen vielerorts verlangten statistischen Absicherung weder mathematisch noch arbeitsmäßig gewachsen, halte sie überdies in der geforderten Form nur für eine Mode.

Gleichzeitig mit den Feldmaus-Arbeiten entstanden kleinere und größere Aufsätze über Zwergmaus, Feldspitzmaus, Schneemaus, Große Wühlmaus und, zusammen mit Klaus Zimmermann, über die Nordische Wühlmaus.

Die Beschäftigung mit zyklischen Massenvermehrungen von Rodentiern in einer von Menschen gestalteten Umwelt führte ihn zur Untersuchung des gleichen Phänomens in unberührter Natur. So entstand eine umfangreiche Arbeit zur Biologie des Berglemmings, dessen extreme Unverträglichkeit gegen jeden Artgenossen die legendären geselligen Massenwanderungen durchaus unmöglich macht. Über die Frage der Wintervermehrung geriet er an den Waldlemming und fand hier das bei allen anderen Wühlmausartigen postnatal regulierte Zahlenverhältnis der Geschlechter extrem zugunsten der Weibchen verschoben; durch seine Anregung fand eine Gruppe von Zytologen die Ursache dafür in einem abnormen chromosomalen Mechanismus, über den fünf gemeinsame Arbeiten 1976—78 berichten.

Ende 1968 wurde das Institut für Grünlandfragen in Oldenburg geschlossen aus für den Außenstehenden ganz uneinsehbaren Gründen. Damit verlor Frank seine für die Freilanduntersuchungen wichtigsten Arbeitsgebiete, die Wesermarschen und die großen Meliorationsgebiete. Er wurde an das Institut für Zoologie der Biologischen Bundesanstalt nach Braunschweig versetzt und vorwiegend mit Naturschutz- und Umweltfragen befaßt. 1972 wurde er auf ein Jahr als Sachverständiger beim Sonderbeauftragten des BML für Umweltangelegenheiten abgeordnet und dann für die Vertretung des BML im Sachverständigenrat für Umweltfragen freigestellt. Schließlich arbeitete er im Sachverständigenausschuß für tierschutzgerechte Maßnahmen zur Minderung überhandnehmender Wirbeltierpopulationen. Die Wissenschaftler der BBA wählten Fritz Frank als ihren Vertreter in den Senat der Bundesforschungsanstalten des BML; dort wurde er zugleich Mitglied des Präsidiums. Nach seinem 65. Geburtstag wurde er 1979 in den Ruhestand versetzt.

Wenn es ihm auch nicht vergönnt war, sich dauerhaft der Ornithologie zu widmen, so ist er ihr doch immer nah verbunden geblieben. Eine große Rolle für ihn hat die Deutsche Ornithologen-Gesellschaft gespielt, der er schon 1932 beitrat. Seit seiner Promotion 1938 bis Kriegsende war er deren Vorstandsmitglied und wurde 1951 neuerlich als Schriftführer in den Vorstand gewählt. Seine bis 1961 alljährlich im Journal für Ornithologie erstatteten Berichte über die Jahresversammlungen dieser Gesellschaft gehören bis heute hin zu den gehaltvollsten und kritischsten, wobei er vor allem Inhalt und Folgerichtigkeit des Gedankenganges der Vorträge, aber auch das Niveau der Darbietung wertend beleuchtete. Durch solche schonungslose Darstellung der Stärken und Schwächen der Vorträge (unzulängliche pflegte er nur mit dem Titel ohne jeden Kommentar zu referieren oder kurzerhand unerwähnt zu lassen) hat er entscheidend dazu beigetragen, den DO-G-Tagungen zu einem hohen Niveau zu verhelfen — und ließ es, darauf angesprochen, lächelnd offen, ob er die („intraspezifische") Konkurrenz unter den Vortragenden gestärkt oder nach dem Räuber-Beute-Prinzip gewirkt habe. Seine aus den Microtinenarbeiten gewonnene Überzeugung von der intraspezifischen Konkurrenz als dem ausschlaggebenden Regulationsfaktor für Populationsdichten suchte er den solchen Gedankengängen wenig aufgeschlossenen Ornithologen immer wieder nahezubringen: so 1955 in einem ausführlichen (und kritischen) Referat zu David Lack, The Natural Regulation of Animal Numbers, 1964 mit einem Vortrag vor der DO-G in Berlin über Prinzipien und Mechanismen der Populationsdynamik aus gesamtbiologischer Sicht, und noch 1987 schreibt er gegen den Mythos vom „Gleichgewicht in der Natur" für die immer noch dem Biocoenose-Konzept anhängenden Ornithologen.

Auch der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde war er eng verbunden und veröffentlichte in deren Organ, der Zeitschrift für Säugetierkunde, 1956—1985 achtzehn Arbeiten. 1986 stiftete er einen Förderpreis für junge Säugetierkundler, der erstmals 1987 auf der Jahresversammlung der DGS in Berlin vergeben und nach dem Tode des Stifters „Fritz-Frank-Preis" genannt wurde.

Frank war ein erfolgreicher Tierhalter und Tierzüchter, aber die „glückliche Hand" dabei hat er immer abgelehnt und seine Erfolge mit sorgfältiger und ausdauernder Beobachtung erklärt. Er lobte die Forderung von Otto Koenig auf dem Wilhelminenberg, der Untersucher müsse mit seinen Objekten dauernd und sehr eng zusammenleben; sein Arbeitszimmer in Oldenburg war vollgestellt mit Mäusekäfigen, und den Besucher verblüffte nicht nur ein unvermutet aus dem Griffloch eines Leitzordners auftauchendes Mauswiesel, sondern auch seine unermüdliche Aufmerksamkeit, wenn er, ein anderweitig orientiertes Gespräch beliebig unterbrechend, auf Geschehnisse in den Käfigen hinwies.

Bei aller tiefen Freude am Tier war ihm jede Vermenschlichung zuwider. Er sah jedes Lebewesen stets mitsamt seiner Umwelt, in diese eingepaßt und von ihr optimal geformt, Einzelheiten des Körperbaues und des Verhaltens immer vom Selektionsdruck bestimmt. Außerhalb der eigentlichen Biologie war ihm aber der Blick für vergleichbare Mechanismen durchaus verschlossen: Meine Versuche, ihm im wirtschaftlich-kommerziellen (von staatlichen Eingriffen unberührten) Geschehen die gleichen Gesetze von Mutationen (neuen Ideen, Verfahren, Produkten) und Selektion (Konkurrenz, Unverkäuflichkeit) deutlich zu machen, sind stets vergeblich geblieben. Kaufleute jeder Schattierung waren ihm eine grundsätzlich unlautere Gesellschaft, nur von der Obrigkeit halbherzig daran gehindert, Mitbürger mit geregelten Bezügen planmäßig über das Ohr zu hauen.

Zur staatlichen Obrigkeit hatte er zuweilen ein seltsames Verhältnis. Überzeugter Demokrat und den Bestrebungen von 1968 durchaus zugetan, schrieb er dazu eine Broschüre „APO und Establishment aus biologischer Sicht", in der er das Besitzstreben, die Aufgabenteilung und Ungleichheit der Geschlechter und die stets hierarchische Struktur aller Wirbeltiergemeinschaften als genetisch fixierte Eigenschaft herausstellt; dieses gelte gleichermaßen für den

Menschen. Seine stets geübte wissenschaftliche Redlichkeit verbot ihm eine „Anpassung" biologischer Tatsachen an Zeitströmungen oder auch an eigene Überzeugungen.

In seinem privaten Bereich war von Tieren zwar auch viel die Rede, aber keines zu sehen. Hier lebte er seinen musischen und vor allem musikalischen Neigungen; besonders dem weiteren Umkreis der Mannheimer Schule von den Bach-Söhnen bis Mozart widmete er seine Aufmerksamkeit mit großer Kennerschaft. Sein persönlicher Freundeskreis war klein. Eine gewisse Eckigkeit seines Wesens und eine mehr im Ton als in der Sache liegende Aggressivität machten es schwer, ihm näher oder gar nahe zu kommen, worunter er selbst gelitten haben dürfte, ohne dem steuern zu können. In einem Brief an Klaus Immelmann schreibt er 1982 rückblickend, er habe (20 Jahr zuvor) ein Präsidentenamt bei der DO-G immer wieder ausgeschlagen, „weil ich mir durchaus darüber klar war, daß ich mich zwar vorzüglich zum Berater, aber wenig zum Repräsentanten einer guten Sache eigne mit all meiner Kantigkeit und geringen Kompromißfreudigkeit." Aus eigener Erfahrung weiß ich, wie sehr er bei Differenzen die sogenannten eleganten Lösungen verabscheute: Erst einmal mußten alle Fakten und „Wahrheiten" auf den Tisch und jedermann seine Fehler vorgehalten bekommen — was die Beilegung der Meinungsverschiedenheiten nur selten gefördert hat. Ich habe von Herrn Frank sehr viel biologisches Denken gelernt, nicht zuletzt auch über die Auswirkungen der hierarchischen Stellung des Individuums (die ja immer auch Selbsteinschätzung ist) auf dessen Verhalten. So würde Herr Frank mir diese Teildeutung seines Wesens nicht verübeln: Seine Meinung von sich, nicht zu einer Position an der Spitze der hierarchischen Pyramide befähigt oder berufen zu sein, hat manches zu seiner Kantigkeit und Verschlossenheit beigetragen und erklärt sie auch.

Nach seiner Pensionierung griff Frank Themen auf, die aktuell geblieben waren, auch wenn er die Grundlagen schon in seiner Oldenburger Zeit zusammengetragen hatte: Das rätselhafte Verschwinden der Feldspitzmaus aus Nordwestdeutschland, die etwa um 1960 im Oldenburger Raum durch die Hausspitzmaus ersetzt wurde, und der experimentelle Nachweis durch Kreuzungen, daß „Zwergwiesel" keine eigene Art, sondern Varianten des Mauswiesels darstellen. Die so auffallende geographische Variabilität der Mauswiesel hat ihn zu Reisen nach Israel und Spanien inspiriert und bis zuletzt beschäftigt. Seine Balgsammlungen zu diesen Arbeiten und seinen erhaltenen wissenschaftlichen Schriftwechsel und Nachlaß hat er dem Museum Alexander Koenig vermacht.

Das durch seine Pensionierung bedingte Ende seiner Mitarbeit im Kuratorium der Vogelwarte Helgoland hat ihn, mehr aber noch seine Kuratoriumskollegen, tief betrübt. Dem Mellum-Rat hat er, wie schon seit Jahrzehnten, weiterhin angehört; er war an dem Schutzgebiet Mellum seit 1932 lebhaft interessiert. Seine letzte, ihm hochwichtige Tätigkeit war die Mitarbeit im Sachverständigenausschuß des BML für „Tierschutzgerechte Maßnahmen zur Minderung von überhandnehmenden Wirbeltierpopulationen"; die Endfassung dieses Gutachtens hat ihn bis in seine letzten Lebenswochen beschäftigt.

Am 3. August 1988 ist Fritz Frank gestorben, ein scharfsichtiger, unbestechlicher Kritiker und steter Mahner zu biologischem Denken.

Rolf Nöhring

Publikationen von Fritz Frank

1937 Ringwiederfunde des Flußuferläufers. — Vogelzug 8: 130.

1939 Pigmentanalytische Untersuchungen am Rassenkreis *Parus atricapillus* (L.). — Proc. IX. Congr. Ornithol. Intern. Rouen 1938: 161—175.
— und Ruska, H.: Übermikroskopische Untersuchung der Blaustruktur der Vogelfeder. — Naturwissenschaften 27: 229—230.
Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur. — J. Orn. 87: 426—523.

1940 Neuere avifaunistische Beobachtungen aus Oldenburg. — Orn. Monatsber. 48: 15—29.
Die Kolbenente und andere Entenarten am Dümmer. — Ibidem 48: 112—113.
Zur Blaustruktur der Vogelfeder. — Ibidem 48: 114—116.
Ringeltaube als Kohlfresser. — Ibidem 48: 126.
Kreuzung und Rückkreuzung zwischen Ringeltaube und Hohltaube. — Ibidem 48: 144—147.

1941 Ornithologische Skizzen aus Norwegen. — Die Gefiederte Welt 70: 195—197.
Birkhahnbalz in Norwegen. — Ibidem 70: 296—298.
Aus norwegischen Birkhahnrevieren. — Wild und Hund 47: 136—138.

1942 Kleine Notizen von einer Fahrt durch Kattegatt und Skagerak. — Orn. Monatsber. 50: 132—133.
Der Gesang von *Emberiza melanocephala* Scop. — Ibidem 51: 138—139.

1944 Wie unterscheidet man den Rötelfalken vom Turmfalken? — Ibidem 52: 152—154.
Besondere Nistweise des Feldsperlings in Bessarabien. — Ibidem 52: 156.

1950 Die Vögel von Opuk (Schwarzmeergebiet). — Bonn. zool. Beitr. 1: 144—214.
Als Vogelwart auf der Spitzbake. — In: Mellum — ein Vogelparadies in der Nordsee. — Oldenburg 1950.

1951 Was wird aus dem Dümmer-See? — Orn. Mitt. 3: 62—64.
Die Stimme auffliegender Wachteln. — Ibidem 3: 91.
Feldornithologische Kennzeichen von *Anthus cervinus*. — Ibidem 3: 138.
Hundert Jahre Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. — Naturw. Rundschau 4: 268.
Massenflüge der Dohle zu Freß- und Schlafplätzen. — J. Orn. 93: 61.
Wiedehopf macht zwei Bruten und legt 10 Eier. — J. Orn. 93: 66.
In welchem Alter brütet die Steppenweihe? — J. Orn. 93: 68.
Feldmausplage und Kreuzotterbestand — eine Klarstellung. — Landw. Blatt Weser-Ems 98: 1032.

1952 Beobachtungen an einer Nonnensteinschmätzer-Population (*Oenanthe p. pleschanka* (Lepechin). — J. Orn. 93: 138—141.
Massenzug von Sturmtauchern über dem Schwarzen Meer. — Ibidem 93: 142—143.
Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 65. Jahresversammlung (1951) in Wilhelmshaven. — J. Orn. 93: 189—205.
Grönländische Bläßgänse (*Anser albifrons flavirostris* Dalgety & Scott) in Nordwest-Deutschland. — J. Orn. 93: 365—366.
Über eine vorbeugende Feldmausbekämpfung und Erfahrungen mit verschiedenen Giftgetreidesorten. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 4: 85—90.
Weidepflege und Feldmausplagen. — Das Grünland 1: 53—54.
Mäuseschäden in Forstkulturen. — Forstarchiv 23: 199—200.
Umfang, Ursachen und Bekämpfungsmöglichkeiten der Mäusefraßschäden in Forstkulturen. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 4: 183—189.
Sind Misteldrossel-Ausbreitung und Feldmaus-Massenwechsel gleichartige Erscheinungen? — J. Orn. 93: 353—356.
Kleine Beobachtungen an der Zwergmaus (*Micromys minutus* Pall.) mit ökologischen Folgerungen. — Bonn. zool. Beitr. 3: 207—209.

1953 Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 66. Jahresversammlung (1952) zu Freiburg i. Breisgau. — J. Orn. 94: 361—378.
Bedeutung, Ursachen und Bekämpfungsmöglichkeiten der Mäusefraßschäden in Forstkulturen. — Mitt. Biol. Zentralanstalt Berlin-Dahlem, Heft 75: 141—143.
Wesen und Rhythmik der Mäuseplagen im Hinblick auf ihre Bekämpfung. — Prakt. Desinfektor 45: 172—173.
Zur Entstehung übernormaler Populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas). — Zool. Jahrb. (Syst.) 81: 610—624.
Zur feldmammalogischen Unterscheidung von Feldmaus und Erdmaus (*Microtus arvalis* Pallas und *Microtus agrestis* L.). — Bonn. zool. Beitr. 4: 13—16.

Adoptionsversuche bei Feldmäusen (*Microtus arvalis* Pall.). — Z. Tierpsychol. 9: 415—423.

Die Entwicklung der Mäuseplage im Winter 1952/53. — Forstarchiv 24: 198—199.

Neue Erkenntnisse über den Zusammenbruch von Mäuseplagen und ihre Folgerungen für die bakterielle Bekämpfungsmethode. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 5: 165—166.

Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen (*Microtus arvalis* Pallas). — Zool. Jahrb. (Syst.) 82: 95—136.

Die Entstehung neuer Feldmaus-Plagegebiete durch Moorkultivierung und Melioration. — Wasser und Boden 5: 342—345.

Beitrag zur Biologie, insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*). — Bonn. zool. Beitr. 4: 187—194.

1954 Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Teil I. Gehegeversuche. — Zool. Jahrb. (Syst.) 82: 354—404.

Beitrag zur Biologie, insbesondere Jugendentwicklung der Schneemaus (*Chionomys nivalis* Mart.). — Z. Tierpsychol. 11: 1—9.

Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 67. Jahresversammlung (1953) zu Köln am Rhein. — J. Orn. 95: 200—216.

Zur Jugendentwicklung der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon* Herm.). — Bonn. zool. Beitr. 5: 173—178.

Die Kausalität der Nagetier-Zyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. Ein Zwischenbericht. — Z. Morph. Oekol. d. Tiere 43: 321—356.

1955 Die ungelöste Problematik der Bekämpfung von Mäuseplagen. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 7: 5—8.

Naturschutz und Mäuseplagen. — Natur und Landschaft 30: 109—112.

Kritisches Referat über: The natural regulation of animal numbers von David Lack (1954). — J. Orn. 96: 224—230.

Verhalten von Kleinvögeln gegenüber Kleinnagern. — J. Orn. 96: 423.

Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 68. Jahresversammlung (1955) zu Frankfurt am Main. — J. Orn. 96: 437—463.

1956 Zur Problematik der angewandten Vogelkunde. Die Diskussion zum Vortrag Pfeifer auf der Frankfurter Ornithologen-Tagung und die daraus zu ziehenden Folgerungen. — J. Orn. 97: 110—114.

Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas), Teil II: Laboratoriumsergebnisse. — Zool. Jahrb. (Syst.) 84: 32—74.

Die neue Entwicklung der chemischen Bekämpfung von Mäuseplagen. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 8: 105—109.

Grundlagen, Möglichkeiten und Methoden der Sanierung von Feldmausplagegebieten. Neue Wege zur Lösung des Feldmausproblems durch landeskulturelle und betriebswirtschaftliche Maßnahmen. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 8: 147—158.

Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 69. Jahresversammlung (1956) zu Wien. — J. Orn. 97: 445—472.

Fünf Jahre Zyklenforschung an einheimischen Kleinsäugern. — Natur und Jagd in Niedersachsen: 88—95, Hannover.

Hohes Alter bei der europäischen Feldspitzmaus, *Crocidura l. leucodon* (Hermann, 1780). — Säugetierk. Mitt. 4: 31.

— und Zimmermann, K.: Zur Biologie der Nordischen Wühlmaus (*Microtus oeconomus stimmingi* Nehring). — Z. Säugetierkde. 21: 58—83.

Das Duftmarkieren der Großen Wühlmaus, *Arvicola terrestris* (L.). — Z. Säugetierkde. 21: 172—175.

Das Fortpflanzungspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas) — eine Spitzenleistung unter den Säugetieren. — Z. Säugetierkde. 21: 176—181.

1957 The causality of microtine cycles in Germany (second preliminary research report). — Journ. Wildlife Management 21: 113—121.

Bemerkenswerter Artgenossen-Transport bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* Pallas. — Z. Tierpsychol. 13: 491—492.

Zucht und Gefangenschaftsbiologie der Zwergmaus (*Micromys minutus subobscurus* Fritsche). — Z. Säugetierkde. 22: 1—44.

Brunstgeruch beim Erdmaus-Männchen, *Microtus agrestis* (L.). — Z. Säugetierkde. 22: 104.

Fortschritte in der Wühlmausbekämpfung. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 9: 108—110.

— und Zimmermann, K.: Über die Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). — Zool. Jahrb. (Syst.) 85: 283—300.

Mäuseplagen im Grünland. — Das Grünland (Beilage zu: Der Tierzüchter) 6: 91—93.
— und Zimmermann, K.: Färbungs-Mutationen der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). — Z. Säugetierkde. 22: 87—100.

1958 Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 70. Jahresversammlung (1957) zu Erlangen. — J. Orn. 99: 224—241.

1959 „Geheftete Zehen" — eine neue Mutation bei der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pallas). — Z. Säugetierkde. 24: 89—91.
Zur verwandtschaftlichen Stellung von *Microtus pennsylvanicus* (Ord.) und *Microtus agrestis* (L.). Z. Säugetierkde. 24: 91—93.
XII. Congressus Internationalis Ornithologicus — Helsinki 1958. J. Orn. 100: 116—118.
Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 71. Jahresversammlung (1958) zu Kiel. — J. Orn. 100: 245—259.

1960 Zwitter bei der Feldmaus (*Microtus arvalis*). — Z. Säugetierkde. 25: 170—171.
Was wird aus uns? Prognosen und Forderungen der Biologie. — DIE ZEIT, Nr. 12: 11.
Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 72. Jahresversammlung (1959) zu Stuttgart. — J. Orn. 101: 228—237.
Eine hundertjährige Bilanz. — Wild und Hund 63: 722—723 (Wildbestand).

1961 Hat der Pflanzenschutz einen Rückgang der Wildbestände verursacht? — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 13: 106—107.
Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 73. Jahresversammlung (1960) zu Salzburg. — J. Orn. 102: 208—219.

1962 Mutation „hairless" bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). — Z. Säugetierkde. 27: 61—63.
Zur Biologie des Berglemmings, *Lemmus lemmus* (L.). Ein Beitrag zum Lemming-Problem. — Z. Morphol. Ökol. Tiere 51: 87—164.
Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. 74. Jahresversammlung (1961) zu Braunschweig. — J. Orn. 103: 317—332. Mit „Schlußbilanz".

1963 Werden seltene Vogelarten durch Vogelphotographen gefährdet? — Orn. Mitt. 15: 177.
Keine Brandmaus in der Wesermarsch! — Beitr. Naturkde. Niedersachsen 16: 50.
Die Feldmaus profitierte vom schneereichen Winter. — Landw.bl. Weser-Ems 110: 1113—1114.
Pflanzenschutz — realistisch betrachtet. — Christ und Welt 16, Nr. 23: 21—22.

1964 Feldornithologische Kennzeichnung der Gryllteiste (*Cepphus grylle*). — J. Orn. 105: 91.
Interspezifische Bade-Stimulation. — J. Orn. 105: 91—92.
Die Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas), im nordwestdeutschen Rekordwinter 1962/63. — Z. Säugetierkde. 29: 146—152.
Gösta Notini †. — Z. Säugetierkde. 29: 183—184.
Verhalten von Elstern gegenüber Lemmingen. — J. Orn. 105: 344.
— und Härle, A.: Die Entwicklung des Bisambefalls (*Ondatra zibethica*) in der Bundesrepublik Deutschland von 1957—1963. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 16: 145—147.

1965 3. Arbeitsbesprechung „Bisambekämpfung". — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 17: 12
Grundsätzliche Überlegungen zur chemischen Bekämpfung der Feldmaus und anderer wühlmausartiger Schadnager nach der Aberkennung des Endrins. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 17: 104—108.
Prinzipien und Mechanismen der Populationsdynamik aus gesamtbiologischer Sicht. Vortrag DO-G-Tagung Berlin 1964. Referat. — J. Orn. 106: 391—394.

1966 Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses in der Wühlmaus-Gruppe (Microtidae). — Naturwissenschaften 53: 90—91.
Deichschäferei verhindert Feldmausbefall. — Landw.bl. Weser-Ems 113: 1142.

1967 Die Wurfzeit des Waldlemmings, *Myopus schisticolor* (Lilljeborg, 1844). — Z. Säugetierkde. 32: 172—173.
Eine einfache Methode zur Ermittlung des Scheiden-pH von Kleinsäugetieren. — Z. Säugetierkde. 32: 187—188.
Zum Nachweis von Pestizid-Vergiftungen. — Beitr. Naturkde. Niedersachsens 20: 47—48.
Brachyostismus, eine neuartige Skelettwachstums-Mutation. — Z. Säugetierkde. 32: 292—296.
Klaus Zimmermann in memoriam. — Z. Säugetierkde. 32: 314—316.
Twittering - a voice mutation in *Microtus*. — Heredity 22: 607—609.
Durch Nagetiere verursachte Materialschäden — Übersicht und Problematik. — Verpackungs-

rundschau, Techn.-wissensch. Beilage, Nr. 11: 86—88.

— und Härle, A.: Derzeitiger Stand und voraussichtliche Entwicklung des Bisambefalls (*Ondatra zibethica*) in der Bundesrepublik Deutschland. — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 19: 123—125.

1968 Keine Nistkästen für Stare! — Landw.bl. Weser-Ems 115: 29.

Zur Kenntnis der spanischen Feldmaus (*Microtus arvalis asturianus* Miller, 1908). Mit Überlegungen über den biologischen Erfolg der kleineren Feldmaus-Formen. — Bonn. zool. Beitr. 19: 189—197.

1969 APO und Establishment aus biologischer Sicht. — Stalling, Oldenburg.

1970 The Causality of Microtine Cycles in Germany. — Nachdruck in der Anthologie "Readings in Mammalogy", 316—324, Lawrence (Kansas).

5. Arbeitsbesprechung „Bisambekämpfung". — Nachr.bl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 22: 11.

Gersdorf, E., & F. Frank: Der Bisam (die Bisamratte) — *Ondatra zibethicus* (L.). — Biol. Bundesanst. f. Land- und Forstwirtschaft Braunschweig, Flugblatt Nr. 9, 4. Aufl.

1974 Wurfzahl und Wurffolge beim Nordischen Wiesel (*Mustela nivalis rixosa* Bangs, 1896). — Z. Säugetierkde. 39: 248—250.

Sexualzyklus, Vaginal-pH und Geschlechtsverhältnis der Nachkommen beim Waldlemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeborg). — Ibidem 39: 269—276.

1976 Fredga, K., A. Gropp, H. Winking & F. Frank: Fertile XX- and XY-type females in the wood lemming *Myopus schisticolor*. — Nature 261: 225—227.

Gropp, A., H. Winking, F. Frank, G. Noack & K. Fredga: Sex-chromosome aberrations in wood lemmings (*Myopus schisticolor*). — Cytogenet. Cell Genet. 17: 343—358.

1977 Fredga, K., A. Gropp, H. Winking & F. Frank: A hypothesis explaining the exceptional sex ratio in the wood lemming (*Myopus schisticolor*). — Hereditas 85: 101—104.

1978 Herbst, E. W., K. Fredga, F. Frank, H. Winking & A. Gropp: Cytological identification of two X-chromosome types in the wood lemming (*Myopus schisticolor*). — Chromosoma (Berl.) 69: 185—191.

Gropp, A., K. Fredga, H. Winking & F. Frank: Regulation of sex chromosome constitution of somatic and germ cells in the wood lemming. — Ann. Biol. anim. Biophys. 18: 367—375.

— zusammen mit anderen Autoren: Erhebung über die von Säugetieren und Vögeln in der Bundesrepublik Deutschland an Kulturpflanzen verursachten Schäden. Bericht einer von der Biologischen Bundesanstalt einberufenen Arbeitsgruppe. — Mitt. Biol. Bundesanstalt Berlin-Dahlem, Heft 186: 1—144.

1984 Zur Arealverschiebung zwischen *Crocidura russula* und *C. leucodon* in NW-Deutschland und zum wechselseitigen Verhältnis beider Arten. — Z. Säugetierkde. 49: 65—70.

1985 Zur Evolution und Systematik der kleinen Wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766). — Z. Säugetierkde. 50: 208—225.

1986 Die biologischen Aspekte der Regulierung von Wirbeltier-Populationen. — Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 93: 188—190.

Regulierung der Nagetiere und des Maulwurfs im Garten und in der Land- und Forstwirtschaft. — Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 93: 194—198.

Gibt es Parallelen zwischen menschlichen und tierischen Siedlungen? — Konzepte des Sonderforschungsbereiches 230 der Universitäten Stuttgart und Tübingen, Heft 23: 65—69.

1987 Der Mythos vom „Gleichgewicht in der Natur". Die biologischen Aspekte des gegenwärtigen Faunenwandels. — Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat Vogelschutz 26: 27—40.

Vom Ausrotten, Aussterben und Zusammenbrechen. Plädoyer wider einen irreführenden Sprachgebrauch. — Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat Vogelschutz 26: 97—101.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 2	S. 163—164	Bonn, Juli 1989

Buchbesprechungen

Wiese, V. (1988): *Ökologie im Museum.* 152 S. mit 17 Abb. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden.

Dieses Buch entstand als Dissertation im Fach Erziehungswissenschaft. Daher wird dem Leser recht viel Geduld abverlangt, bevor er zum eigentlichen Thema, der Darstellung ökologischer Sachverhalte im Museum, vorgedrungen ist. Mehr als 70 der insgesamt etwa 130 Textseiten lesen sich wie ein Handbuch zur Museumspädagogik in geraffter Form. Insbesondere stehen Fragen zur Diskussion, die sich für jegliches Museum stellen, also nicht typisch für Naturkunde- oder gar Ökologie-Museen sind. Der Autor bezieht zwar Stellung, kann sich allerdings meist nur einer der zahlreichen, z. T. immer wieder in der einschlägigen Literatur zitierten Meinungen anschließen. Dieser allgemeine Teil ist zwar für Leser, die dem Museum fernstehen, von gewissem Interesse, hat aber mit dem Titel des Werks fast nichts zu tun. Deutlich wird, daß der Autor den Bildungsauftrag der Museen eng mit den Curricula der Kultus-(Schul-)behörden verknüpft sieht. Seine allgemeine Feststellung, daß ökologische Sachverhalte und die Dynamik ökologischer Systeme in Museen nicht ausreichend dokumentiert werden, ist pauschal richtig. Allerdings ist die Auswahl der von ihm begutachteten Museen eher zufällig, und offenbar waren die Museen in Düsseldorf (Löbbecke) und Osnabrück (Schölerberg) noch nicht in seiner Arbeit berücksichtigt.

Im zweiten Teil seines Buchs wird der Autor konkreter und präsentiert einige theoretische Ausstellungsplanungen zum Thema „Ökologie". Durchgängig fordert er, daß diese Ausstellungen umfassend informieren müssen, indem sie auch die Grundlagen, z. B. der Vererbung, mitberücksichtigen, wenn die Ökologie von wind-, insekten- und vogelblütigen Pflanzen erläutert wird. Genauso umfassend sollte das Ökosystem „See" mit allen seinen biotischen Faktoren dargestellt werden. Einen hohen Stellenwert mißt er hier der parallelen Präsentation von lebenden Tieren und Pflanzen neben den museumstypischen Dioramen bei. Dennoch will er die Grenzen zwischen Zoo und Museum nicht verwischt sehen.

Diese Idealform des Museums ist zumindest in Ansätzen inzwischen im Löbbecke-Museum, das seine Bezeichnung allerdings um das Wort „Aquazoo" erweiterte, verwirklicht worden. Auch das lebende Hochmoor im „Museum am Schölerberg" (Osnabrück) kann seinen Forderungen schon weitgehend entsprechen, doch die von ihm geäußerte Meinung, das sei ohne großen Pflegeaufwand zu unterhalten, möchte ich angesichts der großen technischen Installationen in Zweifel ziehen.

„Ökologie im Museum" ist ein Denkanstoß, eine Forderung, die Kybernetik ökologischer Prozesse in Museen darzustellen. In mancher neuen Ausstellung, besonders in neu erbauten Museen, konnte dieser Idee Rechnung getragen werden, doch werden sich die älteren Häuser mit fest installierten Schausammlungen wegen des hohen Investitionsaufwandes und wegen zahlreicher technischer Schwierigkeiten kaum den Idealvorstellungen des Autors annähern können.

Kl.-R. Hasenkamp

Westrich, P. (1989): *Die Wildbienen Baden-Württembergs.* Band 1 Allgemeiner Teil: *Lebensräume, Verhalten, Ökologie und Schutz.* Band 2 Spezieller Teil: *Alle in Baden-Württemberg nachgewiesenen Arten, dazu aber auch die möglichen, bisher nicht festgestellten Arten.* 972 S., 496 Farbbilder und 396 Verbreitungskarten. Ulmer, Stuttgart.

Dies ist wirklich ein großartiges Werk: umfassend, ausführlich, übersichtlich und in hervorragender Aufmachung. Ich hatte mich — bevor ich zur Ornithologie zurückfand — eingehend mit den Solitärbienen im Raum Stuttgart beschäftigt. Ich finde hier eine Darstellung der Wildbienen in einer Form, die jeden Biologen begeistern muß. Insbesondere faszinieren mich die informativen Farbfotos, und zwar sowohl im Allgemeinen wie im Speziellen Teil.

Der Allgemeine Teil enthält die Abschnitte: Untersuchungsgebiet; Lebensräume der Wildbienen; Lebensweise der Bienen; Bienen und Blüten; Rückgang und Gefährdung der Wildbienen sowie Schutzmaßnahmen für Wildbienen. Der Spezielle Teil ist untergliedert in: Stellung der Bienen unter den Hautflüglern; Körperbau der Bienen; Systematik, Taxonomie und Nomenklatur; Methoden (des Sammelns, Bestimmens und der Pollenanalyse); Erforschung der Bienenfauna Baden-Württembergs; Steckbriefe, Literatur, Register.

Vieles hat natürlich gar nichts mit Baden-Württemberg zu tun. Deshalb ist dies auch ein Werk, das mit großem Gewinn außerhalb dieses Bundeslandes benutzt werden kann.

Für mich reimt sich allerdings nicht zusammen, wie die Stiftung „Naturschutzfond" ein so aufwendig und breit angelegtes Werk fördern kann. Wie kann man über die Gefährdung von Bienenarten (das gleiche gilt für Hölzingers „Die Vögel Baden-Württembergs, Band I ‚Artenschutzprogramm'") schreiben, wenn man von der Papierqualität, von der Ausführlichkeit der Darstellung signalisiert bekommt: Hier wurde kein Aufwand gescheut. Oder glaubt die Stiftung, daß nur auf diesem Weg breitere Bevölkerungsschichten für den Naturschutz gewonnen werden können? So sehr mich das Buch interessiert und fasziniert, so sehr meine ich, daß die Konzeption der Serie falsch ist. Wie ich schon in der Besprechung der „Vögel Baden-Württembergs" (Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat Vogelschutz 27: 129—131) schrieb, ist der staatlich verordnete Provinzialismus zum Zeitpunkt des Zusammenwachsens Europas zweifellos überholt. Auch das vorliegende Buch wäre richtiger als „Die Wildbienen Mitteleuropas" konzipiert gewesen, wobei ja der zoogeographische Aspekt durchaus eine Liste der Wildbienen Baden-Württembergs hätte sein können.

G. Rheinwald

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

— (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 40, Heft 2, 1989

INHALT

Observations on two mammal species new to the Sultanate of Oman, *Vulpes cana* Blanford, 1877 (Carnivora: Canidae) and *Nycteris thebaica* Geoffroy, 1818 (Chiroptera: Nycteridae)
D. L. Harrison & P. J. J. Bates 73

Das Gaumenfaltenmuster bei einigen madagassischen Viverriden und ein Vergleich mit festländischen Vertretern
M. Eisentraut 79

A cryptic new species of *Crocidura* (Mammalia: Soricidae) from Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands
O. Mª Molina & R. Hutterer 85

Notes on the taxonomy and geographic variation of *Phaethornis bourcieri* (Aves: Trochilidae) with the description of a new subspecies
C. Hinkelmann 99

Notes on four weevils in the tribe Cionini (Coleoptera: Curculionidae) associated with *Scrophularia nodosa* L. (Scrophulariaceae) Part I. Biology and ecology of the weevils
M. Räther 109

Shallower-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp.
H.-G. Müller 123

Verzeichnis der rezenten Brachiopoden (Brachiopoda) von den iberischen Küsten und den angrenzenden Meeren
J. I. Saiz Salinas 141

Fritz Frank in memoriam
R. Nöhring 155

Buchbesprechungen 163

QL
1
B72z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

[illegible]

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 40, Heft 3—4, 1989 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 165—182	Bonn, Dezember 1989

Superspecies in the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae)

1990
LIBRARIES

Alan Tye

Abstract. Relationships within the genus *Oenanthe* (wheatears) are debatable, there having been no thorough review of the genus as a whole. In the present paper, all species (Palaearctic and Afrotropical) are considered, and a suggested phylogeny and scheme of superspecies and species-groups generated, taking into account ecological, geographical and morphological factors. The position of the genus is considered in relation to its near relatives *Cercomela*, *Myrmecocichla*, *Thamnolea* and *Saxicola*. Wheatears can be grouped into five superspecies or species-groups (comprising 13 species), with five independent species of less certain relationships. Wheatears of the Saharo-Sindian (N. Africa to central Asia) arid belt show evidence of much recent fragmentation of populations, suggesting that the arid zone has itself been subject to fragmentation in recent geological time. Current distributions suggest that there have been several waves of speciation and subsequent spread through, and sometimes beyond, this arid zone.

Key words. Aves, Turdidae, *Oenanthe*, genus limits, superspecies, relationships, ranges, Saharo-Sindian, arid-zone birds.

Introduction

The wheatears *Oenanthe* spp. are a predominantly Palaearctic and Afrotropical genus, with one species extending to the Nearctic in Greenland, northeast Canada and Alaska. There has been no thorough study of wheatear relationships at the level of superspecies since the formulations of Hall & Moreau (1970) for Afrotropical species and Voous (1977) for Palaearctic species: the genus has never been considered as a whole. However, there have been several recent investigations of particular groups of species (e. g. Haffer 1977; Loskot 1986; Panow 1986 for *O. hispanica* and *O. pleschanka*; Panow 1980 for *O. picata*) which clarify certain relationships, and some earlier studies (e. g. Stresemann 1925; Vaurie 1949; Mayr & Stresemann 1950) retain much of their validity. Unfortunately, in some instances relationships between particular species have been suggested without publication of detailed reasons (e. g. Ripley 1962). In view of this background, it seems worthwhile to undertake a reexamination of the genus as a whole.

Intrageneric relationships are obscured by an unusually high lability of plumage characters (Mayr & Stresemann 1950). Species and subspecies are differentiated by variations on two themes of black-and-white or sandy plumage, but many species are polymorphic in one or more of crown, throat or belly colour. Also, the degree of polymorphism or of sexual or age dimorphism may vary between races of a single species. Characters involved in polymorphism or sexual dimorphism in some species are responsible for subspecific differentiation in others and for distinction between yet other full species (see Mayr & Stresemann 1950). Although the many polymorphisms cloud a study of intrageneric relationships, in some instances they may help in indicating the origin of different subspecies and species from polymorphic forms of an ancestral species (Mayr & Stresemann 1950).

In wheatears, plumage pattern has possibly been subject to more rapid evolutionary change than general plumage colour (cf. Short 1976). The patterns involved are rather simple ones, involving blocks of colour such as crown, back, throat, breast etc. which probably represent simple genetic controls (Mayr & Stresemann 1950). Apart from black and white, the plumage pigment complexes of wheatears may be controlled by genetic complexes more elaborate than those controlling elements of plumage pattern. The evidence from polymorphisms and geographic subspecies suggests that pattern in wheatears is more labile than colour, so that colour may be more significant in indicating relationships between species.

As in any group of birds, a definitive statement about intrageneric relationships (if such can ever be made) must await a detailed molecular genetic study, accompanied by refinement of the techniques for interpreting the results of such work. Here, I draw together ideas about both Palaearctic and Afrotropical species and attempt to generate a scheme of superspecies and species-groups for the genus as a whole, based primarily on ecological, geographical and morphological data. Recent studies and earlier work are critically evaluated and incorporated with information from my own field studies in the U. K., West Africa and Kuwait and from examinations of material appertaining to all species, primarily at the British Museum (Natural History).

In the present paper I define a superspecies as a group of allopatric or almost completely allopatric taxa that were once races of a single species but which have now achieved species status (as defined by Amadon 1966, Snow 1978). A species-group is a group of partly-sympatric species that are very closely related, having invaded each other's ranges following allopatric speciation (cf. Hall & Moreau 1970, Snow 1978).

The place of the genus in the Turdidae

Oenanthe is a poorly-defined genus within which I recognize 18 species, having removed the Buff-streaked Chat *bifasciata* to *Saxicola* (Tye 1989). It intergrades with *Cercomela* through the southern African *C. sinuata* species-group (see Hall & Moreau 1970). These share with *Oenanthe* a white or rufous rump and base of tail, with a black terminal portion of the tail. *Cercomela* and *Oenanthe* also share many elements of ecology and behaviour, and have similar egg colour, egg pattern and nest structure (see Lynes 1924—26).

On the other hand, *Oenanthe* seems close to *Thamnolea* and *Myrmecocichla*, several species of which have a predominantly black-and-white plumage pattern like that of many wheatears. *Thamnolea* and *Myrmecocichla* spp. have all-black tails, unlike most *Oenanthe*, but shared with one subspecies of the Mountain Wheatear *O. monticola nigricauda*. Indeed, the Mountain Wheatear looks remarkably like some *Myrmecocichla* spp., with a similar pattern of white wing-coverts. *Thamnolea* appears to represent a lineage more adapted to bare, rocky habitats, while *Oenanthe* is more associated with open deserts and steppes. In this respect, the black-and-white *Oenanthe* spp., which tend to occur in rockier habitats (see below) probably represent the "primitive" state in the genus, while the browner, less-contrasting species which are more associated with plains habitats possess the derived state (cf. Mayr &

Stresemann 1950). *Myrmecocichla* spp. also live in open habitats but in general are more gregarious, less territorial birds than *Oenanthe*.

Oenanthe also shows behavioural and morphological links with *Saxicola*. *Saxicola* spp. prefer bushier habitats, foraging mainly by sallying to ground or aerial sallying from elevated perches (Greig-Smith 1982; Moreno 1984; Leisler & Winkler 1985; Cramp 1988; Tye 1988). *Oenanthe* represents a more terrestrial lineage: many species run on the ground to capture terrestrial prey although ground- and aerial sallying are also used by most wheatears (see e. g. Cornwallis 1975; Tye in press).

The genera *Oenanthe*, *Cercomela*, *Myrmecocichla*, *Thamnolea* and *Saxicola* (perhaps with others) appear to represent lineages generated by an early chat radiation. Their precise relationships one with another, and the points at which they separated are somewhat obscure. *Oenanthe* spans a variety of forms, from highly contrasting black-and-white to near-uniform sandy. A similar range of variation is found in each of the two genera which are perhaps most closely-related to *Oenanthe*, namely *Cercomela* and *Myrmecocichla*. It seems possible that some *Oenanthe* spp. (e. g. *O. monticola*) may be more closely related to some similarly-patterned *Myrmecocichla* spp. than to some other *Oenanthe* spp. Similarly, the sandier-coloured *Oenanthe* may be closer to the sandy-coloured *Cercomela* spp. than to the black-and-white *Oenanthe* spp.: in this sense the genus may not be monophyletic.

O. alboniger superspecies

I include here Hume's Wheatear *O. alboniger*, the White-crowned Black Wheatear *O. leucopyga* and the Black Wheatear *O. leucura*. *Oenanthe leucopyga* and *leucura* were linked in a superspecies by Hall & Moreau (1970) who also tentatively suggested that *O. monacha* should be included with them. However, I discuss below reasons for omitting *O. monacha* from this group. Panow (1974) suggested that *alboniger*, *leucopyga* and *leucura* formed a monophyletic group.

The members of this superspecies are among the largest wheatears, and are the purest black-and-white species of the genus. The black tends to a glossy blue tint and is without brown tinge except in *leucura*. Both sexes have this plumage colour in *alboniger* and *leucopyga* but the female of *leucura* is dark brown. *O. leucopyga* has the whitest tail-pattern of the genus (a character shared with *O. monacha*), with black restricted to the central pairs of rectrices and the others marked solely and inconsistently by smudges near the tips. *O. alboniger* and *leucura* have a broader terminal black band. Apart from the difference in tail pattern, male *leucura* are almost identical in plumage to immature *leucopyga*.

The members of the *alboniger* superspecies are found in rocky habitats in the deserts of north Africa and the Middle East, and in southwest Europe. *O. alboniger* may represent what was originally a southwest Asian isolate of the group and *O. leucura* a west Mediterranean isolate, to which ranges they remain restricted (Fig. 1). *O. leucopyga* appears to represent a middle-eastern isolate, which may later have spread westwards across north Africa (Fig. 1). The ranges of *leucopyga* and *leucura* meet in northwest Africa, where *leucura* generally occurs north of *leucopyga*. Where their ranges meet, the two species are almost completely separated by altitude: *leucura* is found higher in the Atlas Mountains but breeds at lower altitudes in areas

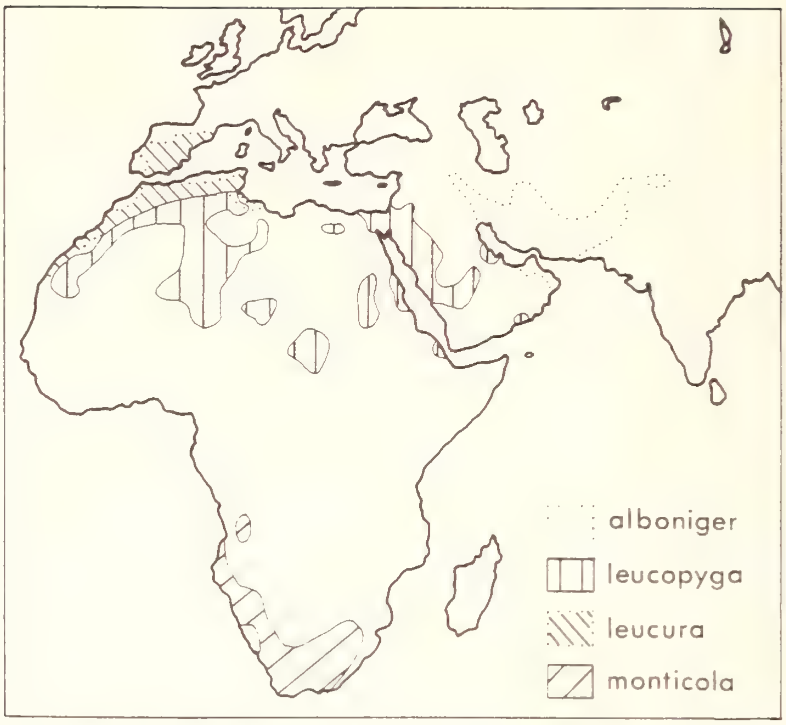


Fig. 1: Breeding ranges of the *O. alboniger* superspecies and of *O. monticola*. Data for the maps forming Figs. 1—8 obtained mainly from Cornwallis (1975), Cramp (1988), Glutz von Blotzheim & Bauer (1988) and Tye (in press), with supplementary detail from other sources.

where *leucopyga* is absent (Smith 1971; Ledant et al. 1981). Although all three species occupy similar rocky habitats, in northwest Africa *leucopyga* is more restricted to broken ground whereas *leucura* also occurs in flatter country with rock outcrops.

Black-and-white plumage is thought to be primitive within the genus (Mayr & Stresemann 1950), therefore shared black-and-white plumage patterns do not necessarily indicate close relationship, being shared primitive characters. However, the distributional and ecological factors discussed above strongly suggest that these three species do form a superspecies.

O. monticola

This southern African endemic is perhaps the most polymorphic species of wheatear (see Mayr & Stresemann, 1950; Tye in press): the male has two major morph types, one with predominantly black-and-white plumage and the other being mainly grey. The crown and belly colour are also polymorphic, with any combination of crown and belly colour (black, white, two shades of grey, partly black/partly white) possible in black-and-white phase males. Females are plain dark brown.

O. monticola was included by Hall & Moreau (1970) in a superspecies with *leucura* and *leucopyga*, because the dark brown female is similar to that of *leucura*, while black-and-white phase males resemble *leucura* and *leucopyga*. Further, black-and-white phase males always have a black crown when immature, as does *leucopyga*. *O. monticola*, *leucura* and *leucopyga* are also unusual in the genus (and family) in that their juveniles are almost or entirely unspotted. They also share large size and heavy build: *O. monticola* is by far the largest wheatear.

On the other hand, grey-phase *monticola* bear a striking resemblance to immature *O. phillipsi*, and adult *phillipsi* have a combination of the characters of the black-

and-white and the grey phases of *monticola*. *O. monticola*, *O. phillipsi* and *O. oenanthe* are the only wheatears in which french-grey predominates in at least one plumage phase. Further, *monticola* and *phillipsi* are the only members of the genus to have pale (grey or white) wing-coverts which contrast with the colour of the flight feathers and upperparts. I formerly (Tye 1986) incorrectly stated this to be a character unique to *O. phillipsi*, while Hall & Moreau (1970) considered it unique to *monticola*! It is also a prominent feature of several *Myrmecocichla* species. The size difference between *monticola* and *phillipsi* is probably of little significance: it is paralleled by size differences between subspecies of other *Oenanthe* spp., e. g. *O. bottae frenata* and *O. b. heuglini*.

In view of this it seems unwise to link *O. monticola* very closely with either the *alboniger* or the *phillipsi* group. Range provides no clues, since *monticola* is allopatric with both groups (Figs. 1 & 2). Nor does habitat, as *monticola* occupies a wide variety, from lowland deserts to temperate mountains. If black-and-white plumage is primitive (Mayr & Stresemann 1950), then *O. monticola* possesses an unusual set of derived characters, some (brown female, unspotted young) shared with members of the *alboniger* group, others (french-grey phase, pale wing-coverts) with *phillipsi*. Hence not all of these can indicate close relationship. If *monticola* is closer to the *alboniger* group, then grey plumage evolved twice; alternatively if *monticola* is closer to the *phillipsi* group then dark brown females and unspotted young appeared twice. In addition to these considerations, *monticola* is unique in certain respects, including its polymorphisms and tail pattern. These factors, as well as its geographical isolation, suggest that *monticola* separated comparatively early from its closest relatives, and cannot be linked at the level of superspecies with other wheatears.

O. phillipsi superspecies

I include here the Somali Wheatear *O. phillipsi* and Northern Wheatear *O. oenanthe*. *O. phillipsi* has previously been regarded as a subspecies of *O. oenanthe* (e. g. Meinertzhagen 1930, 1954; White 1962) though I have attempted to show that the two taxa are not so close (Tye 1986). Differences between *oenanthe* and *phillipsi* include tail pattern, degree of sexual and age dimorphism, pattern of underparts, colour of wing-coverts and underwing-coverts, presence/absence of brown in the plumage and egg colour. This great range of differences probably reflects a not inconsiderable period of evolution in isolation. I have earlier emphasised the differences between *O. phillipsi* and *O. oenanthe* and drawn attention to similarities between *O. phillipsi* and members of the *alboniger* superspecies (Tye 1986). However, the following characteristics of the northwest African *O. o. seebohmi* demonstrate a link between *O. oenanthe* and *O. phillipsi*.

First, although most races of *O. oenanthe* have grey underwing-coverts and axillaries, *O. o. seebohmi* has these features darker grey or near-black, resembling the black underwing of *phillipsi*. Second, most races of *O. oenanthe* have a strong brown wash on the upperparts in most plumage stages, while *phillipsi* has only a faint tinge in immature birds (Tye 1986), but *O. o. seebohmi* males have less of a brown wash, with some individuals having little or none. Finally, although most races of *O. oenanthe* are sexually dimorphic (extent of brown on upperparts) with a pale throat in both

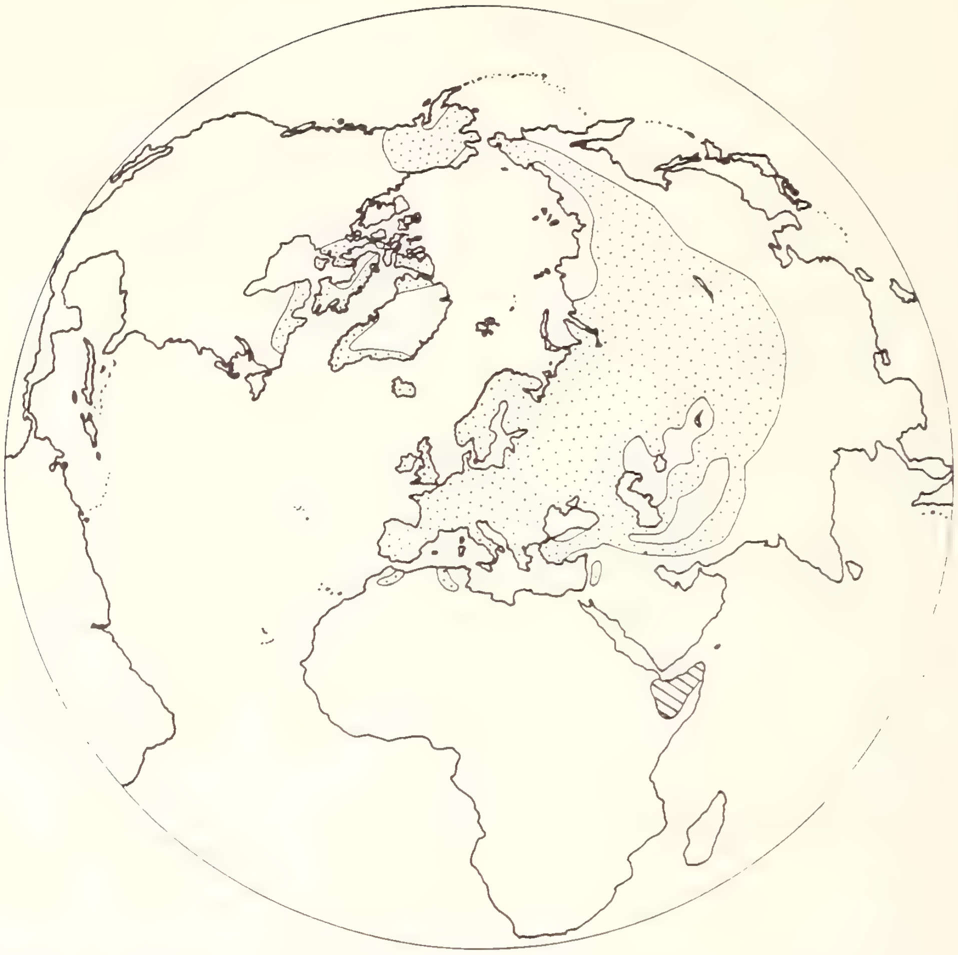


Fig. 2: Breeding ranges of *O. phillipsi* superspecies: dotted areas *O. oenanthe*; cross-hatched *O. phillipsi.*

sexes, while *O. phillipsi* is monomorphic (grey upperparts) with a black throat, *O. o. seebohmi* females often show a tendency towards purer grey, male-type upperparts and a black throat; suggesting either a trend towards sexual monomorphism in *seebohmi* or (perhaps more likely) a trend away from primitive sexual monomorphism in the Eurasian subspecies of *O. oenanthe.*

O. o. seebohmi indicates how a browner species (*oenanthe*) could have evolved from a more contrastingly-coloured ancestor similar in appearance to *phillipsi. O. o. seebohmi* is geographically isolated from the rest of the species and is itself an incipient species (Voous 1977).

O. phillipsi is found only in arid mountains in Somalia and eastern Ethiopia, while *O. o. seebohmi* occurs in temperate mountains of the Atlas, wintering in the west Sahara. The remaining subspecies of *O. oenanthe* breed in temperate grasslands and tundra and winter in African savannas. The geographical range of the superspecies is enormous (Fig. 2), reflecting expansion of *O. oenanthe* from a presumed north African centre of origin.

The members of this superspecies are allopatric (Fig. 2). They are also allopatric with *O. monticola* and nearly so with the *alboniger* superspecies (see Fig. 1). The only sympatry is in northwest Africa and Iberia where *O. oenanthe* overlaps somewhat with *O. leucura.* This, together with the similarities between *phillipsi* and *monticola* (listed above) and between *phillipsi* and the *alboniger* group (Tye 1986) argue for a closeness of relationship not previously recognised. The *alboniger* superspecies, *phillipsi* superspecies and *monticola* form one of several broad groupings of wheatear species which I discuss below.

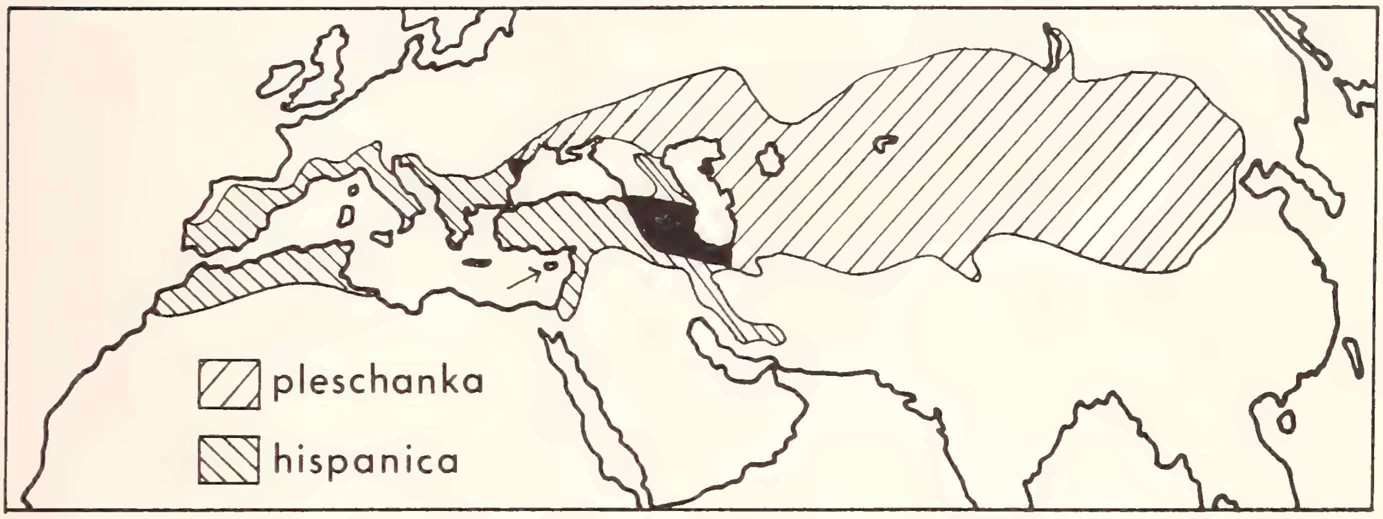


Fig. 3: Breeding ranges of *O. pleschanka* superspecies. Arrow indicates *O. p. cypriaca*; black areas are zones of overlap between *O. pleschanka* and *O. hispanica*.

O. pleschanka superspecies

I include here the Pied Wheatear *O. pleschanka* and Black-eared Wheatear *O. hispanica*, following Vaurie (1949). Each of these species has two subspecies, one of which (*O. p. cypriaca*) has been regarded as a separate species (Sluys & Van den Berg 1982) on the grounds of smaller size, simplified song and reduced sexual dimorphism (see also Christensen 1974). However, these are differences found between geographical races of other wheatear species and *O. p. cypriaca* cannot be treated as more than an incipient species (sensu Hall & Moreau 1970).

O. hispanica and *O. pleschanka* are so closely-related as to have been considered conspecific (Dementiev et al. 1954; but see Grote 1939). The two species have similar size, plumages and polymorphisms (see Mayr & Stresemann 1950). They are almost identical in female and immature dress, and in plumage pattern in the male: the major difference being a greater extent of black (on back and throat) in male *pleschanka*. The eastern race of *hispanica*, *O. h. melanoleuca*, which abuts *pleschanka* in SE Europe and SW Asia, resembles *pleschanka* more closely than the western nominate *hispanica*. *O. h. melanoleuca* has a greater extent of black on the head, and is darker brown on the crown and back in fresh plumage and whiter on the crown when worn (as in *pleschanka*). The throat is polymorphic (black or buff) in both species, and the black-throated form becomes more common further east; this trend includes both races of *hispanica*, and nominate *pleschanka* (in which pale-throated birds are rare).

These two species often live in bushier habitats than most wheatears (Cornwallis 1975; Tye in press), and have morphological adaptations to a more arboreal existence (Leisler et al. 1983). They generally replace one another geographically but overlap in small areas of Bulgaria, Transcaucasia and northern Iran (Fig. 3). Hybrid introgression occurs around zones of near-parapatry (in north-west Iran: Haffer 1977) and sympatry (in Transcaucasia and the Mangyshlak Peninsula: Loskot 1986; Panow 1986) but Haffer (1977) considered the degree of introgression insufficient to warrant merging the two into a single species.

The present superspecies appears to stand between species which are mainly black-and-white and those which are mainly sandy-brown. It is perhaps most closely-related to the *O. picata* species-group: male *pleschanka* in worn dress closely resemble *O. lugens*, a member of the *picata* group.

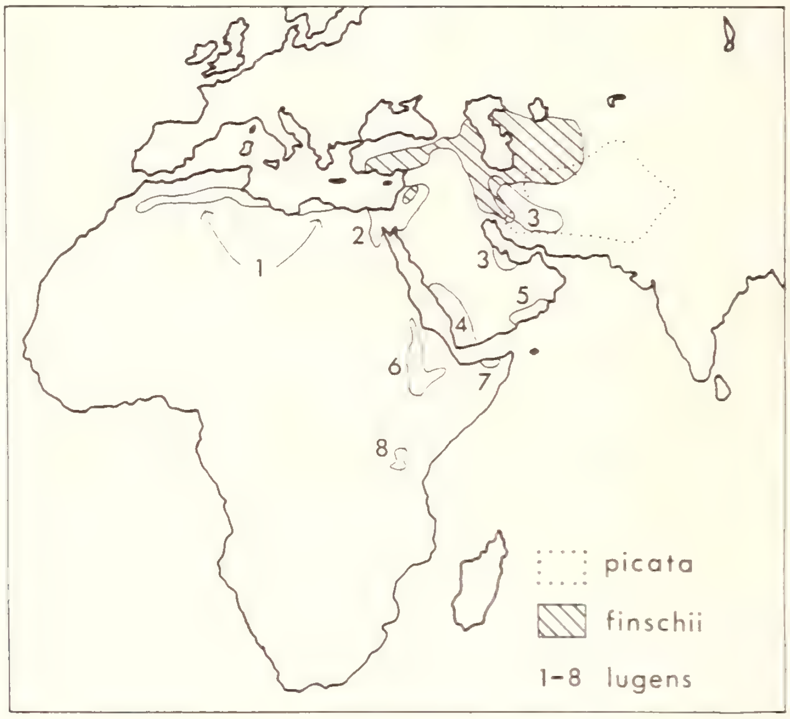


Fig. 4: Breeding ranges of *O. picata* species-group. Numbers indicate subspecies of *O. lugens* as follows: 1 *halophila*, 2 *lugens*, 3 *persica*, 4 *lugentoides*, 5 *boscaweni*, 6 *lugubris*, 7 *vauriei*, 8 *schalowi*.

O. picata species-group

I include here the Eastern Pied Wheatear *O. picata*, the Mourning Wheatear *O. lugens*, and Finsch's Wheatear *O. finschii*. *O. picata* and *O. lugens* have previously been associated as a superspecies (Mayr & Stresemann 1950; Hall & Moreau 1970), or even as members of a single species (Stresemann 1925), while *O. finschii* has been regarded as a subspecies of *O. lugens* (e. g. by Dementiev et al. 1954). In fact, the breeding ranges of *O. lugens* and *O. finschii* overlap in Jordan and the Zagros Mountains of western Iran (Fig. 4), so these two are good species, although evidently closely-related (see Cramp 1988). Further, the range of *O. picata* overlaps those of *lugens* in eastern Iran and *finschii* in northern Iran and Afghanistan (Fig. 4).

O. picata is one of the most variable species of wheatear (see Mayr & Stresemann 1950, Panow 1980), while *O. lugens* is certainly the most polytypic and also shows polymorphism in some of its races. In contrast *O. finschii* is not polymorphic (although it has sexual dimorphism) and geographical variation in it is slight (see Ticehurst 1927).

O. picata has three major plumage types, *capistrata*, *opistholeuca* and *picata*, which have been regarded as three morphs of a monotypic species (Mayr & Stresemann 1950). However, Panow (1980) presents data on ranges, plumage variation, breeding biology and hybridisation which suggest that they are in fact three subspecies which are at present introgressing through dispersal into one another's ranges. The variation, which is discussed more fully by Stresemann (1925), Mayr & Stresemann (1950) and Panow (1980), involves mainly the colour of the crown and belly, both of which can be black or white. Intermediates occur, some with a grey crown.

O. lugens has eight geographical races (see Fig. 4), which may be divided into three groups: "*lugubris*" group (comprising *O. l. lugubris*, *O. l. vauriei* and *O. l. schalowi*), "*lugentoides*" group (*O. l. lugentoides* and *O. l. boscaweni*) and "*lugens*" group (*O. l. lugens*, *O. l. halophila* and *O. l. persica*). The *lugubris* group is restricted to Africa, with three isolated, montane subspecies. All three are sexually dimorphic and one (*O. l. lugubris*) polymorphic in the male. The *lugentoides* group is restricted to the southern part of the Arabian peninsula, and contains sexually dimorphic subspecies with monomorphic males. The *lugens* group ranges across north Africa to the Levant, north-west Arabia and Iran. These are monomorphic except in a small part of the range of *O. l. lugens* in southern Syria and northern Jordan, where a largely-black morph exists (see Cramp 1988). Another of the subspecies of this group (*O. l. halophila*) is sexually dimorphic, but males are monomorphic. The *lugens* group is partially migratory, overlapping in winter with other subspecies.

The subspecies groups of *O. lugens*, and even some of its individual subspecies (e. g. *O. l. schalowi*) are incipient species, being geographically isolated (Fig. 4) and with distinctive plumages. Although *O. l. schalowi* at one extreme appears strikingly different from *O. l. halophila* at the other, these extremes are linked by a chain of subspecies along which characters change gradually or one by one, so that it is probably best to regard all as members of a single species.

O. picata is morphologically most similar to the members of the *lugubris* group, though it is much smaller. These taxa have the greatest amount of black in the plumage, and may represent the primitive plumage type, preserved at the extremes of the species-group's range (see Vaurie 1949; Patterson 1981).

Males of *O. finschii* closely resemble the members of the *lugens* group, differing only in the colour of the back (uniform with the grey crown in *finschii*, black in *lugens*). Female *O. finschii* are very similar to females of *O. l. halophila* (*lugens* group) and similarly show a tendency towards a black throat, which is pronounced in some individuals.

The members of this species-group occur in a variety of desert and sub-desert habitats through north Africa, Arabia and west-central Asia (Fig. 4). *O. lugens* is associated with broken, rocky country on steep slopes, often in mountains. *O. finschii* and *O. picata* are found in similar habitats in Asia, though perhaps more frequently on flatter ground (Dementiev et al. 1954; Cornwallis 1975; Cramp 1988; Tye in press). Their ranges are mutually exclusive but for the marginal overlaps described above. This species-group and the *alboniger* superspecies occupy similar habitats and ranges in north Africa and the middle East. Where ranges overlap, the two groups are perhaps largely ecologically separated as a consequence of size differences (*alboniger* group large, *picata* group small).

O. monacha

The male Hooded Wheatear *O. monacha* resembles the members of the *alboniger* superspecies, in its large size and sharp black and white coloration and it has previously been suggested that it may be closely related to them (Hall & Moreau 1970). However, other factors suggest that it may actually be closer to the *picata* species-group.

O. monacha differs from the *alboniger* group in its slighter build, much longer tail and long, narrow bill. As a result of these features, *O. monacha* appears a slimmer bird than the heavily-built members of the *alboniger* superspecies. *O. monacha* also has weaker feet, with short, slender tarsus and toes. In these characteristics *monacha* more closely resembles the *picata* group.

The plumage of male *monacha* resembles *alboniger* and *leucopyga* but the black feathers of the upperparts are often fringed grey, which is not a feature of the *alboniger* superspecies but is found in most members of the *picata* species-group. Details of plumage pattern also differ between *monacha* and the *alboniger* group, for example the white on the crown of *monacha* extends to the bill while in *leucopyga* there is a black forehead. The female of *monacha* has an unusual pale buff plumage with a distinctive pinkish tail, very unlike the *alboniger* group but resembling pale females of the *picata* group.

O. monacha and the *alboniger* superspecies occupy similar desert habitats, but *monacha* is adapted to feeding on aerial insects whereas the *alboniger* superspecies comprises primarily terrestrial foragers. This feeding technique enables *monacha* to occupy more hostile terrain than *alboniger* and *leucopyga* (Cornwallis 1975; Cramp 1988; Tye in press).

The breeding range of *monacha* broadly overlaps those of *leucopyga* (in Arabia) and *alboniger* (in Iran and Baluchistan) (Figs. 1 & 5). For this reason alone, *monacha* cannot be included in the *alboniger* superspecies and, given the morphological and ecological differences discussed above, it seems unlikely that it is closely related to them. Its range also overlaps those of *lugens* and *picata* and it differs morphologically from the members of the *picata* group more than the latter do amongst themselves. Its precise relationships are thus unclear but perhaps most credible is that *monacha* represents an earlier divergence from the line which later gave rise to the *picata*

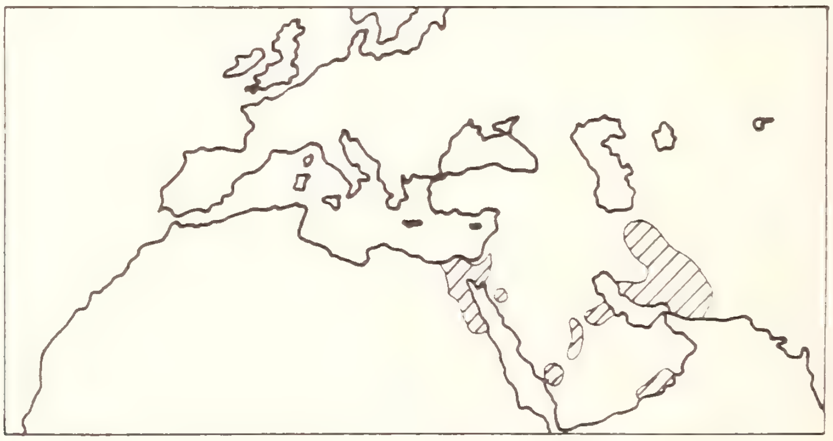


Fig. 5: Breeding range of *O. monacha*.

species-group. Judging by its present distribution and habitat preferences it may have originated as a montane or extreme desert isolate, specializing in capturing aerial prey from rocky perches.

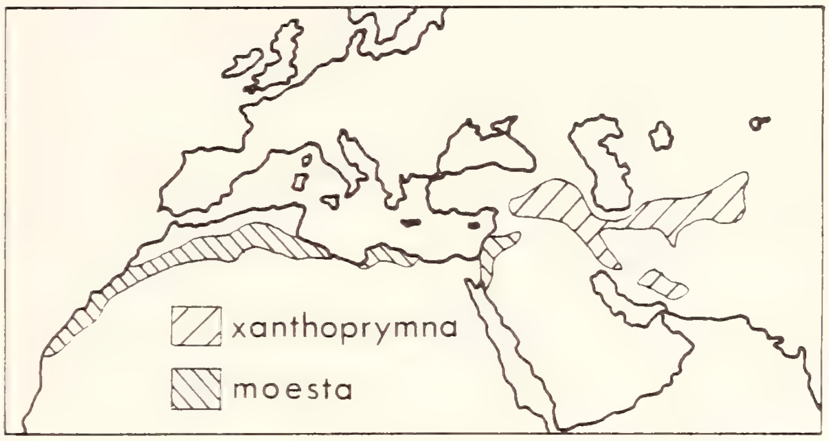


Fig. 6: Breeding ranges of *O. moesta* and *O. xanthoprymna*.

O. moesta, *O. xanthoprymna* and *O. deserti*

These three species appear to be closely-related to one another and to the *picata* species-group. Tristram's Wheatear *O. moesta* and the Red-tailed Wheatear *O. xanthoprymna* are generally regarded as forming a superspecies (Mayr & Stresemann 1950; Heim de Balsac & Mayaud 1962). Voous (1977) went further in suggesting that these two were close to *O. finschii*. However, this seems unlikely if *finschii* is a member of the *picata* group as outlined above, because the range of *moesta* broadly overlaps that of *lugens* in north Africa and the Middle East and the range of *xanthoprymna* overlaps *finschii* and *lugens* in eastern Turkey and northern Iran. Given this extensive geographical overlap between the *picata* group on the one hand and *moesta-xanthoprymna* on the other (Figs. 4 & 6), it is unlikely that the five species involved are the result of a single recent isolation event at the level of superspecies.

Vaurie (1949) regarded the Desert Wheatear *O. deserti* as forming a species-group with *O. finschii*, but did not present reasons for his opinion, while Cramp (1988) placed *deserti* in a species-group with *finschii* and *lugens*, again without giving reasons and without including *picata* with these species.

The above statements reveal considerable uncertainty about the relationships of *moesta*, *xanthoprymna* and *deserti*, both among themselves and with other wheatears.

The most obvious character shared by *moesta* and *xanthoprymna* is the rufous colour of the rump and (in *moesta* and *O. x. chrysopygia* only) tail. It is perhaps this character which led Heim de Balsac & Mayaud (1962) to suggest that they were conspecific. However, all members of the *picata* species-group also show a tendency towards rufous near the tail: least obvious in *finschii* and most developed in the *lugubris* group.

Further, *moesta* stands mid-way between the *picata* group and *xanthoprymna* in several other respects. The colour of the crown and nape of male *moesta* is virtually identical with that of pale-crowned members of the *picata* group: a distinctive, pale, pink-tinged greyish-white which is found in no other wheatear but these four species. The back of male *moesta* is black or greyish-black, like that of most of the *picata* group. These patterned upperparts stand in apparent contrast to the uniform dull grey-brown of *xanthoprymna*. The latter approaches most closely two members of the *pileata* superspecies (see below). However, some *xanthoprymna* show a slight pinkish cast on the crown, and the back of some *moesta* approaches the colour of *xanthoprymna* in having a dusky-brown wash.

These factors seem to indicate a degree of relationship between *moesta* and the *picata* group. As pointed out above, geographical considerations prevent *moesta* and *xanthoprymna* from being included in the *picata* group, but *moesta* seems morphologically at least as close to the *picata* group as to *xanthoprymna* and can certainly not be considered conspecific with the latter. *O. moesta* and *O. xanthoprymna* may be a true superspecies or they may represent two successive isolations (*moesta* later) from the stem which gave rise to the *picata* group. The *picata* group is largely adapted to rocky habitats, while *moesta* has become more or less restricted to flat plains, avoiding broken ground (Tye in press). Hence, where its range overlaps that of *lugens*, the two are largely separated by habitat. In contrast, *xanthoprymna*, which may have originated as a south-west Asian montane isolate, remains a species of rocky mountains.

The relationships of *O. deserti* are even more obscure. It shows a mixture of characteristics which indicate some degree of linkage to the *picata* group and to *moesta-xanthoprymna* but its precise position relative to these species is unclear. It has a similar plumage pattern (but not tail pattern) to that of *O. finschii*, although the general body colour is different; plumage details also differ, e. g. *deserti* has pale scapulars, uniform with the upperparts, while in *finschii* the scapulars are black, uniform with the wings. The range of *deserti* also overlaps with that of all three members of the *picata* group, over almost the entire range of *deserti* (Figs. 4 & 7), so it does not seem justifiable to include *deserti* in a species-group with *finschii* or the *picata* group as a whole (contra Cramp 1988).

O. deserti and *O. moesta* are the two wheatears with the largest amount of black in the tail (excepting *O. monticola nigricauda*). They are also ecologically similar, oc-

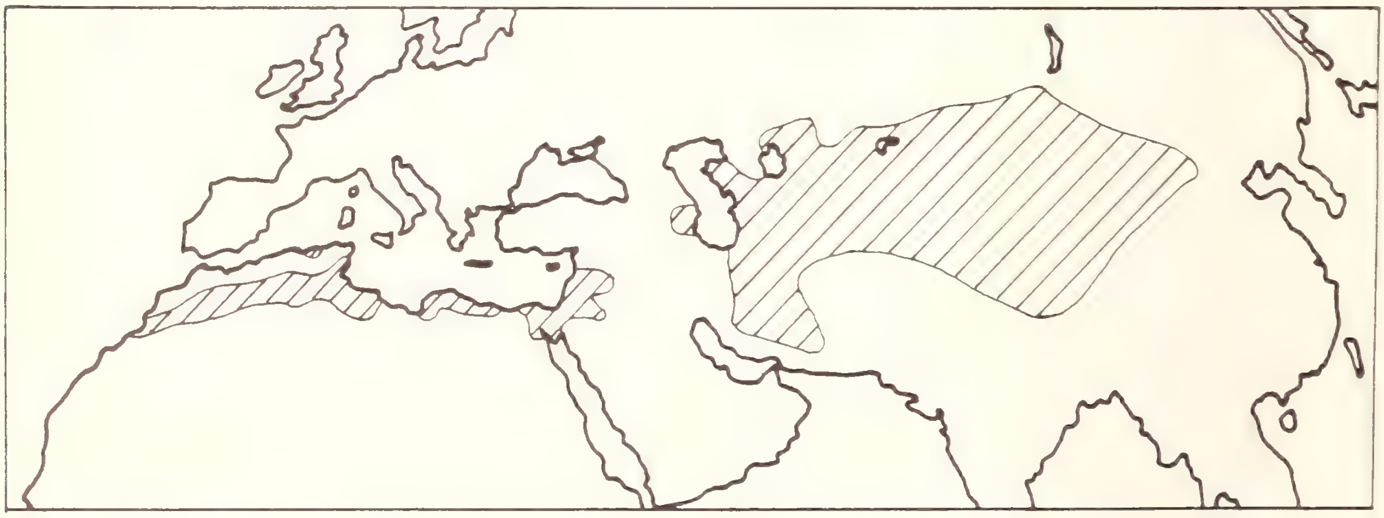


Fig. 7: Breeding range of *O. deserti*.

curring in almost identical habitats in approximately coincident ranges in north Africa (Whitaker 1905; Heim de Balsac & Mayaud 1962; Tye in press; cf. Figs. 6 & 7). These factors suggest that *deserti* does not form a species-group with *moesta*. It seems most likely that *deserti* represents an earlier isolate from the line which later gave rise to the *picata* group and *moesta-xanthoprymna*, but it is conceivable that an earlier superspecies split produced these three lines simultaneously. *O. deserti* is a primarily Asian plains-dwelling derivative of this predominantly rocky-habitat group, while *moesta* seems to be a later, African plains derivative. *O. deserti* may have spread into Africa subsequently, where it and *moesta* now have almost identical habitat and ranges.

O. pileata superspecies

I include here the remaining three species: the Capped Wheatear *O. pileata*, Red-breasted Wheatear *O. bottae* and Isabelline Wheatear *O. isabellina*. *O. pileata* was first linked in a superspecies with the other two by Hall & Moreau (1970), although *bottae* and *isabellina* had previously been regarded as forming a superspecies (Mayr & Stresemann 1950) or even a single species (Ripley 1952; Meinertzhagen 1954). I follow Hall & Moreau's (1970) treatment. *O. bottae* includes two incipient species: one comprises the large, pale *O. b. bottae* and *O. b. frenata*, which are very different in size (almost no overlap) and habitat from the small, dark *O. b. heuglini*. The latter is parapatric with *frenata* in Ethiopia, where *heuglini* occupies the lowlands and *frenata* highlands.

O. pileata is distinguished by its black breast-band, which is unique in the genus, but other aspects of its plumage closely match those of *bottae* and *isabellina*. *O. bottae heuglini* and *O. pileata* share dark brown upperparts and dark eye-line, and *O. b. heuglini* occasionally shows traces of a breast band (Hall & Moreau 1970).

O. pileata and *isabellina* are similar in size and build to the larger races of *bottae* (nominate and *frenata*), while *isabellina*, *b. bottae* and *b. frenata* often have traces of a dark eye-line like that of *pileata*. All three species have a similar tail-pattern with a broad terminal black band.

All three species are similar in ecology (with the possible exception of the montane *O. b. frenata*), preferring bare, overgrazed or burnt steppes and savannas (see Tye in press). They have mutually-exclusive breeding ranges in the semi-arid regions of Africa and Asia (Fig. 8); the marginal overlap suspected to occur by Hall & Moreau (1970) between *pileata* and *b. heuglini* in east Africa does not apparently exist (see Tye in press). The members of this superspecies form a chain from the comparatively dark-plumaged *O. pileata* and *O. b. heuglini* through the other, paler races of *bottae* to *isabellina*, the palest wheatear of all.

The present superspecies shows similarities with *xanthoprymna* and *deserti* which may suggest a degree of relationship. The *pileata* superspecies has a tail pattern like that of *deserti* and *xanthoprymna* (and *moesta*), with a broad terminal band. The general body colour of *deserti* is similar to that of *isabellina*, though this may be independently derived. *O. xanthoprymna* has dark brownish-grey upperparts, resembling *pileata* and *O. b. heuglini* in this respect. It is conceivable that the *pileata* superspecies represents a fourth branch of the postulated early split which gave rise to *deserti*, *xanthoprymna*, *moesta* and the *picata* group.

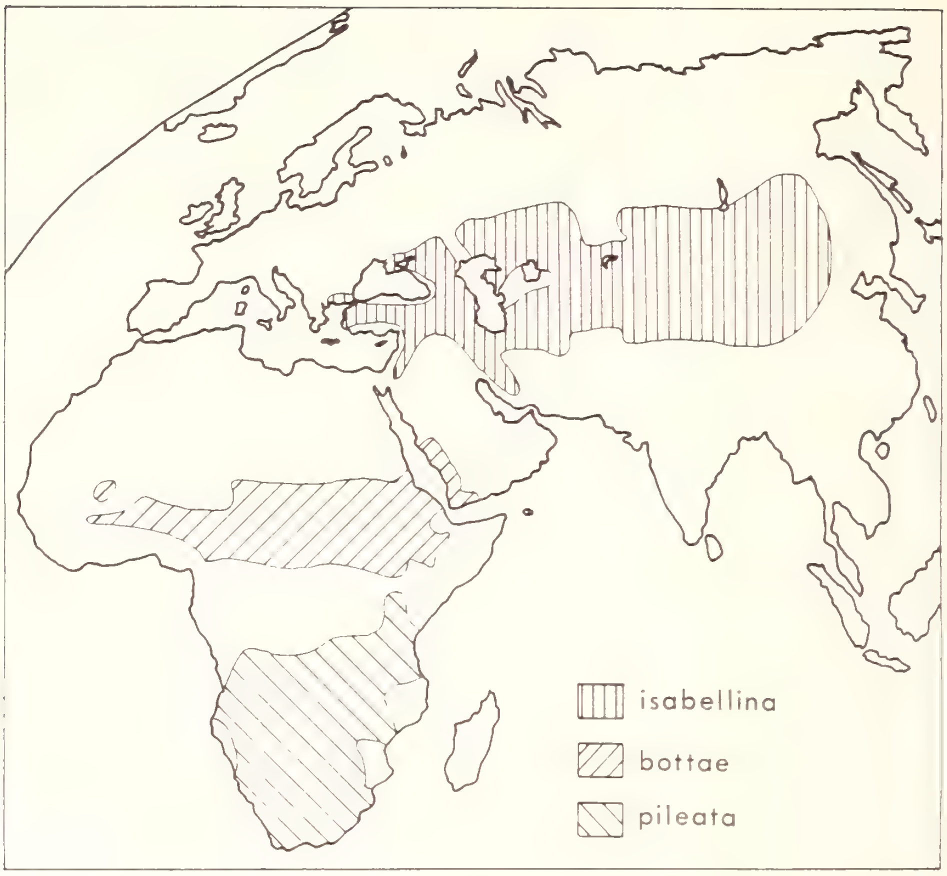


Fig. 8: Breeding ranges of *O. pileata* superspecies.

Relationships between superspecies

Wheatears fall into three broad assemblages: the black-white-grey species *alboniger* to *oenanthe* form one group, the *pleschanka* superspecies a second and the *monacha* to *isabellina* sequence the third (Fig. 9).

Black-and-white monomorphic plumage is probably primitive (Mayr & Stresemann 1950, and see above), and a plausible evolutionary progression leads in three directions from highly-contrasting black-and-white ancestors, resembling the *alboniger* group, to the grey-brown of *oenanthe* and to the sandy coloration of *hispanica* and the *pileata* group. All three branches progress towards paler, less contrasting plumages with more sandy-brown while the *alboniger* superspecies retains the primitive black-and-white. Although the *pleschanka* and *picata* groups include one or more black-and-white plumage phases, in their other phases (e. g. female, non-breeding) they are predominantly brown, or the black-and-white is accompanied by a tendency to pink, buff or grey (e. g. *picata* group). Even in the *alboniger* group, *O. leucura* has a tendency to brown. These developments, along with relationships within species-groups as discussed above, are represented in Fig. 9.

The precise details of the origins of the main lines from the ancestral *Oenanthe* stem are not clear: particular areas of uncertainty are indicated in Fig. 9 by dotted lines. In the sequence *alboniger* — *oenanthe*, *O. monticola* forms a bridge and may suggest that the *phillipsi* superspecies is more closely linked to the *alboniger* superspecies than indicated. The french-grey plumage colour strongly suggests community of origin for *monticola* and the *phillipsi* superspecies, but *monticola* differs from the latter in many details of plumage pattern.

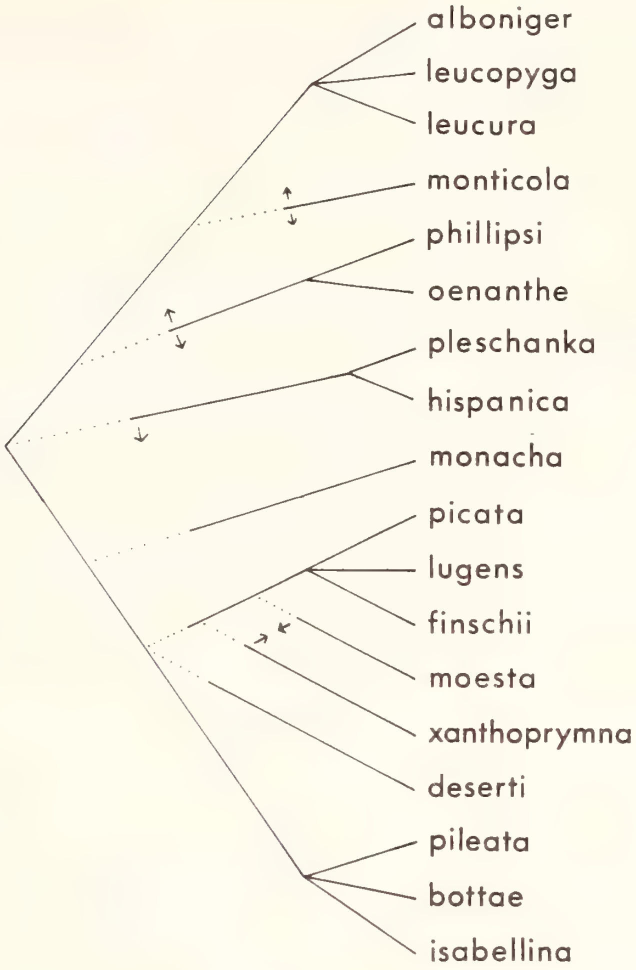


Fig. 9: A suggested phylogeny for the genus *Oenanthe*. Areas of particular uncertainty indicated by dotted lines; plausible alternatives by arrows (see text).

Alternatively, the *phillipsi* superspecies could conceivably be closer than indicated to the *pleschanka* superspecies. *O. oenanthe* resembles the *pleschanka* group in general plumage pattern, though not in general ground colour. They also show similar sexual dimorphisms and non-breeding and immature plumages. However, these similarities probably represent convergence, and *phillipsi* differs more strongly than *oenanthe* from the *pleschanka* group. *O. deserti* also resembles *oenanthe* and the *pleschanka* group in plumage pattern, while *O. oenanthe* in its browner female, immature and non-breeding plumages is extremely similar to females of the *picata-isabellina* sequence. It is possible that the *phillipsi* superspecies and/or *pleschanka* species-group are more closely linked to *deserti* and the *picata-isabellina* sequence than indicated in Fig. 9. As might be expected, these areas of greatest uncertainty occur with respect to the earliest divisions within the genus.

At the opposite extreme, the most recent splits are those about which one can be most certain. *O. pleschanka* and *hispanica* have obviously diverged very recently, or at any rate did not drift far apart genetically when in isolation from one another. They might now almost be regarded as a single species. Similarly *picata*, *lugens* and *finschii* have been regarded as conspecific and are obviously extremely close. Indeed, the difference between subspecies of some species (e. g. *O. oenanthe oenanthe* and *O. o. seebohmi*; *O. b. bottae/frenata* and *O. b. heuglini*; the *lugens*, *lugentoides* and *lugubris* groups of *O. lugens*) is comparable with those separating *pleschanka* from *hispanica* or *picata* from the *lugubris* group or *finschii* from the *lugens* group. The recent evolution of the genus has evidently been complex, with some recently-isolated populations (e. g. members of the *picata* species-group) quickly diverging, and some of their daughter populations (e. g. *lugens* species) spreading and themselves splitting into isolated populations.

Wheatears and the history of the Saharo-Sindian arid zone

Harrison (1986) includes several wheatears (viz *alboniger*, *leucopyga*, *lugens*, *moesta*, *deserti* and tentatively *monacha*) in what he recognizes as a distinct Saharo-Sindian arid-belt avifauna which his analysis suggests has shown little evidence of recent speciation or subspeciation. Harrison suggests this points to expansion-contraction of ranges in recent geological time, rather than fragmentation. However, if one takes fragmentation at the level of superspecies, this seems to hold true for rather few of the wheatears which inhabit this arid zone. *O. alboniger*, *leucopyga*, *lugens* and probably *moesta* are all members of superspecies or species-groups. Three of these species have themselves subspeciated; two weakly, but *lugens* is the most polytypic wheatear with eight subspecies. *O. xanthoprymna*, which was not considered by Harrison (1986), is another arid-zone species with two well-marked subspecies. *O. monacha* and *O. deserti* are the only arid-zone wheatears which might support Harrison's thesis. In general, most wheatears can be included in superspecies (or in species-groups which show evidence of recent range expansions) and many have split recently into well-marked subspecies or incipient species. Wheatears thus show marked evidence of recent fragmentation of distributions, as well as of expansion and contraction. Since wheatears are a primarily arid-zone group of birds, they suggest that the Saharo-Sindian arid belt has itself been subject to fragmentation in recent geological time.

The place of origin of each wheatear group is obscure, since all superspecies and species-groups have spread to occupy almost the entire north African and southwest and central Asian arid belt, and sometimes further. However, species density is highest in north Africa and the Middle East, and this may mark a centre of origin. A plausible sequence of events involves first the spread and fragmentation of the *Oenanthe* ancestor, forming populations from which were derived the three broad groupings discussed above. Each of these ancestral species again spread to occupy the whole of the Afro-Asian arid belt and was subject to further fragmentation. Today's superspecies show evidence of at least one, and in some cases up to three, such waves of spread and fragmentation. If, as hypothesised earlier, *Cercomela*, *Myrmecocichla* and *Oenanthe* are not monophyletic genera but are interlinked, then the former two groups must be considered as part of this arid-zone chat radiation.

Acknowledgements

I thank the staff of the British Museum (Natural History) Sub-department of Ornithology, particularly P. R. Colston, G. S. Cowles and M. P. Walters, for permission to examine specimens in their care, and for cordial discussions. Additional material was kindly supplied by G. S. Keith (American Museum of Natural History) and M. A. Traylor (Field Museum of Natural History, Chicago). K. E. Joysey permitted use of facilities and specimens in the Cambridge University Museum of Zoology. M. C. Jennings graciously provided draft distribution maps from the forthcoming Atlas of the Breeding Birds of Arabia, while the editors of Birds of the Western Palaearctic provided pre-publication drafts of the articles on wheatears. Hilary Tye helped design, and drew, the Figures, and Margaret Clements processed the words. J. Haffer constructively reviewed the manuscript.

Zusammenfassung

Die Beziehungen innerhalb der Steinschmätzer (Gattung *Oenanthe*) sind umstritten; eine gründliche Revision der gesamten Gruppe fehlt. In der vorliegenden Arbeit werden alle Arten (Paläarktis und Afrotropis) behandelt; unter Berücksichtigung ökologischer, geographischer und morphologischer Faktoren wird eine Phylogenie und ein System von Superspezies oder Artengruppen vorgeschlagen. Die Stellung der Gattung wird in Bezug auf ihre nächsten Verwandten *Cercomela*, *Myrmecocichla*, *Thamnolea* und *Saxicola* erörtert. Steinschmätzer lassen sich in fünf Superspezies oder Artengruppen (mit 13 Arten) gruppieren; für fünf Arten sind die Beziehungen weniger gesichert. Steinschmätzer des Saharo-Sindischen (Nordafrika bis Zentralasien) Trockengürtels lassen eine sehr junge Zersplitterung der Populationen erkennen, was dafür spricht, daß der Trockengürtel selbst in junger geologischer Zeit in Teilareale zersplittert war. Die heutigen Verbreitungsmuster sprechen dafür, daß es mehrere Wellen von Speziation und anschließender Ausbreitung durch, gelegentlich darüber hinaus, diese Trockenzone gegeben hat.

References

Amadon, D. (1966): The superspecies concept. — Syst. Zool. 15: 245—249.

Christensen, S. (1974): Notes on the plumage of the female Cyprus Pied Wheatear *Oenanthe pleschanka cypriaca*. — Ornis Scand. 5: 47—52.

Cornwallis, L. (1975): The comparative ecology of eleven species of Wheatear (genus *Oenanthe*) in S. W. Iran. — D. Phil. thesis, University of Oxford.

Cramp, S. (ed.) (1988): The birds of the western Palaearctic, Vol. 5. — Oxford University Press, Oxford.

Dementiev, G. P., N. A. Gladkov, K. N. Blagosklonov, I. B. Volchanetskii, R. N. Meklenburtsev, E. S. Ptushenko, A. K. Rustamov, E. P. Spangenberg, A. M. Sudilovskaya & B. K. Shtegman (1954): Birds of the Soviet Union, Vol. 6. — Israel Programme for Scientific Translations (1968), Jerusalem.

Glutz von Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Vol. 11. — AULA, Wiesbaden.

Greig-Smith, P. W. (1982): Interspecific aggression between chats. — Bird Study 29: 162—164.

Grote, H. (1939): Ist *Oenanthe pleschanka* (Lepech.) eine Rasse von *Oenanthe hispanica* (L.)? — Orn. Monatsber. 47: 54—57.

Haffer, J. (1977): Secondary contact zones of birds in northern Iran. — Bonn. zool. Monogr. 10: 1—64.

Hall, B. P. & R. E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — British Museum (Natural History), London.

Harrison, C. J. O. (1986): The Saharo-Sindian arid zone birds. — Sandgrouse 7: 64—70.

Heim de Balsac, H. & N. Mayaud (1962): Les oiseaux du nord-ouest de l'Afrique. — Lechevalier, Paris.

Ledant, J.-P., J.-P. Jacob, P. Jacobs, F. Malher, B. Ochando & J. Roché (1981): Mise à jour de l'avifaune algérienne. — Gerfaut 71: 295—398.

Leisler, B., G. Heine & K. H. Siebenrock (1983): Einnischung und interspezifische Territorialität überwinternder Steinschmätzer (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. pleschanka*) in Kenia. — J. Orn. 124, 393—413.

— & H. Winkler (1985): Ecomorphology. — In: Johnston, R. F. (ed.): Current Ornithology, Vol. 2, 155—186. — Plenum, London.

Loskot, V. (1986): Morphism and hybridisation of wheatears *Oenanthe hispanica* and *O. pleschanka*. — Proc. 18 Int. Orn. Congr.: 1031.

Lynes, H. (1924—26): On the birds of North and Central Darfur, with notes on the West-Central Kordofan and North Nuba Provinces of the British Sudan. — Ibis (11) 6: 399—446, 648—719; (11) 7: 71—131, 344—416, 758—797; (11) 8: 346—405.
Mayr, E. & E. Stresemann (1950): Polymorphism in the chat genus *Oenanthe*. — Evolution 4: 291—300.
Meinertzhagen, R. (1930): Nicoll's birds of Egypt. — Hugh Rees, London.
— (1954): Birds of Arabia. — Oliver & Boyd, Edinburgh.
Moreno, J. (1984): Search strategies of Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) and Stonechats (*Saxicola torquata*): adaptive variation in perch height, search time, sally distance and inter-perch move length. — J. anim. Ecol. 53: 147—159.
Panow, E. N. (1974): Die Steinschmätzer. — Ziemsen-Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
— (1980): Divergenzen und Hybridisation in der Gruppe der Elstersteinschmätzer (*Oenanthe picata*). — Mitt. zool. Mus. Berlin 56 Suppl. Ann. Orn. 4: 2—23.
— (1986): [New data on hybridization of *Oenanthe pleschanka* and *O. hispanica*]. — Zool. Zh. 65: 1675—1683.
Patterson, C. (1981): The development of the North American fish fauna — a problem of historical biogeography. — In Forey, P. L. (ed.): The Evolving Biosphere, 265—281. — British Museum (Natural History), London.
Ripley, S. D. (1952): The thrushes. — Postilla 13: 1—48.
— (1962): Brief comments on the thrushes. — Postilla 63: 1—5.
Short, L. L. (1976): The contribution of external morphology to avian classification. — Proc. 16 Int. Orn. Congr.: 185—195.
Sluys, R. & M. Van den Berg, (1982): On the specific status of the Cyprus Pied Wheatear *Oenanthe cypriaca*. — Ornis Scand. 13: 123—128.
Smith, K. D. (1971): Notes on *Oenanthe* species in winter in Africa. — Bird Study 18: 71—79.
Snow, D. W. (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. — British Museum (Natural History), London.
Stresemann, E. (1925): *Oenanthe opistholeuca* (Strickland) — eine melanistische Mutante von *Oenanthe picata* (Blyth). — Orn. Monatsber. 33: 178—181.
Ticehurst, C. B. (1927): On *Oenanthe hispanica*, *Oenanthe finschii* and *Oenanthe picata*. — Ibis (12) 3: 65—74.
Tye, A. (1986): Plumage stages, moults, sexual dimorphism and systematic position of the Somali Wheatear *Oenanthe phillipsi*. — Bull. Br. Orn. Club 106: 104—111.
— (1988): Foraging behaviour and selection of prey and perches by the Buffstreaked Chat *Oenanthe bifasciata*. — Ostrich 59: 105—115.
— (1989): The systematic position of the Buff-streaked Chat *Oenanthe/Saxicola bifasciata*. — Bull. Br. Orn. Cl. 109: 53—58.
— (In press): The wheatears, *Oenanthe* spp. In: Keith, G. S., E. K. Urban & C. H. Fry (eds.): The Birds of Africa, vol. 4. — Academic Press, London.
Vaurie, C. (1949): Notes on the bird genus *Oenanthe* in Persia, Afghanistan and India. — Amer. Mus. Novit. 1425: 1—47.
Voous, K. H. (1977): List of recent Holarctic bird species: passerines. — Ibis 119: 223—250, 376—406.
Whitaker, J. S. (1905): The Birds of Tunisia. — R. H. Porter, London.
White, C. M. N. (1962): A revised checklist of African shrikes, orioles, drongos, starlings, crows, waxwings, cuckoo-shrikes, bulbuls, accentors, thrushes and babblers. — Government Printer, Lusaka.

Alan Tye, British Ornithologists' Union and Edward Grey Institute of Field Ornithology, Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 183—196	Bonn, Dezember 1989

Die Vogelbeschreibungen Georg Markgrafs in der HISTORIA NATURALIS BRASILIAE

Andreas Herrmann

Abstract. In 1638 Georg Markgraf, a German biologist, cartographer and astronomer, came to Pernambuco (Brazil), where he joined the services under Count Johann Moritz von Nassau-Siegen, the designated Governor General for Brazilian colonies of the Dutch West India Company since 1636. In 1648, by order of Johann Moritz, Joannes de Laet published the first scientific work on Brazil which contains besides reports on tropical diseases, natives, mammals, reptiles, fishes, insects and flora one chapter on birds covering about 120 species described by Georg Markgraf. Most of them hail from NE-Brazil, some from other parts of Brazil and the rest (12 species) from Cuba, Africa and New Guinea.

Key words. Historical ornithology, Georg Markgraf, Brazil.

1638 reiste der junge deutsche Biologe, Kartograph und Astronom Georg Markgraf bzw. Marcgrave (1610—1644) nach Pernambuco, wo er in die Dienste des Grafen Johann Moritz von Nassau-Siegen trat, der 1636 zum Generalgouverneur der brasilianischen Besitzungen der holländischen Westindischen Kompanie ernannt worden war und am 23. Januar 1637 in Olinda (bei Pernambuco) das Land betreten hatte. In seinem wissenschaftlichen Expeditionsstab befanden sich die Ingenieure und Geometer Kammerstein, Bueren und Drewisch (die erstmals die Küste und das Hinterland vermessen haben), der Arzt und Naturforscher Willem Piso (der die in der Kolonie vorkommenden Tropenkrankheiten untersuchte) sowie die Maler Albert van Eeckhout, Frans Post und Zacharias Wagner. Dieser Gruppe schloß sich Georg Markgraf an und befaßte sich vor allem mit zoologischen und astronomischen Forschungen in Nordostbrasilien. In einem Turm des Schlosses Vrijburg richtete er sich ein Observatorium ein und beobachtete von dort aus den südlichen Sternenhimmel. Seine Beobachtungsergebnisse notierte er in Geheimschrift. Leider ist der größte Teil dieser astronomischen Aufzeichnungen verlorengegangen (Koppel 1986). Doch seine zoologischen Forschungsergebnisse blieben uns erhalten.

Graf Moritz war nicht an der Ausbeutung der ihm unterstellten Kolonie¹) interessiert, sondern an ihrer Erforschung und Entwicklung. „Er beseitigte die ungeordnete und bestechliche Verwaltung. Infolge seiner klugen Politik lebten die einheimischen Zuckerplantagen auf. Zu den spanischen und portugiesischen Eigentümern gab es bald gute Beziehungen. Jüdische Kaufleute und Bankiers, Katholiken, Lutheraner, Calvinisten und Mischlinge lebten trotz des Widerstandes reformierter Priester friedlich zusammen. Toleranz war eine Notwendigkeit. Mit den Tupis und den kannibalischen Tapuyas gab es Übereinkünfte und sogar Bundesgenossenschaft. Da Arbeitskräfte fehlten, wurde 1637 eine Expedition an die afrikanische Goldküste unternom-

---

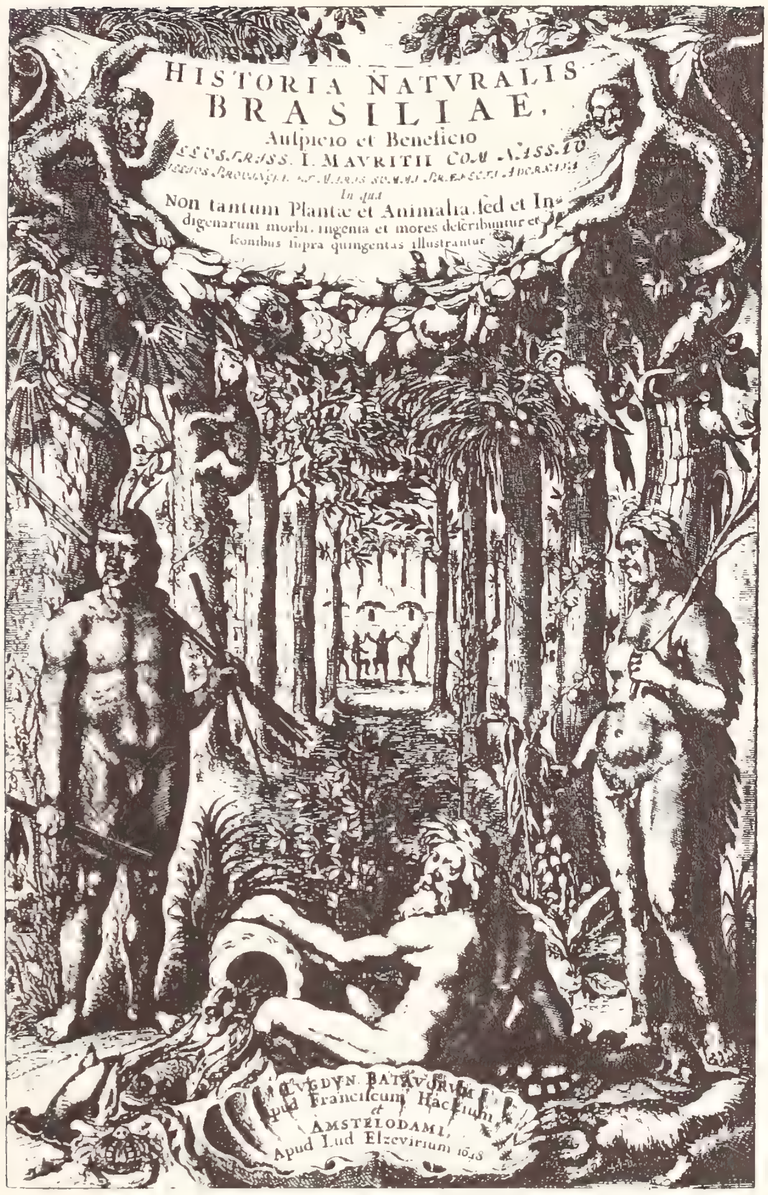
¹) Das Kolonialgebiet reichte weit über die nähere Umgebung von Pernambuco hinaus, nämlich nördlich bis Ceará, südlich bis Sergipe (Schneider 1938).

men und Sklaven geholt; dazu eroberten die vom Grafen ausgesandten Schiffe sogar Angola.

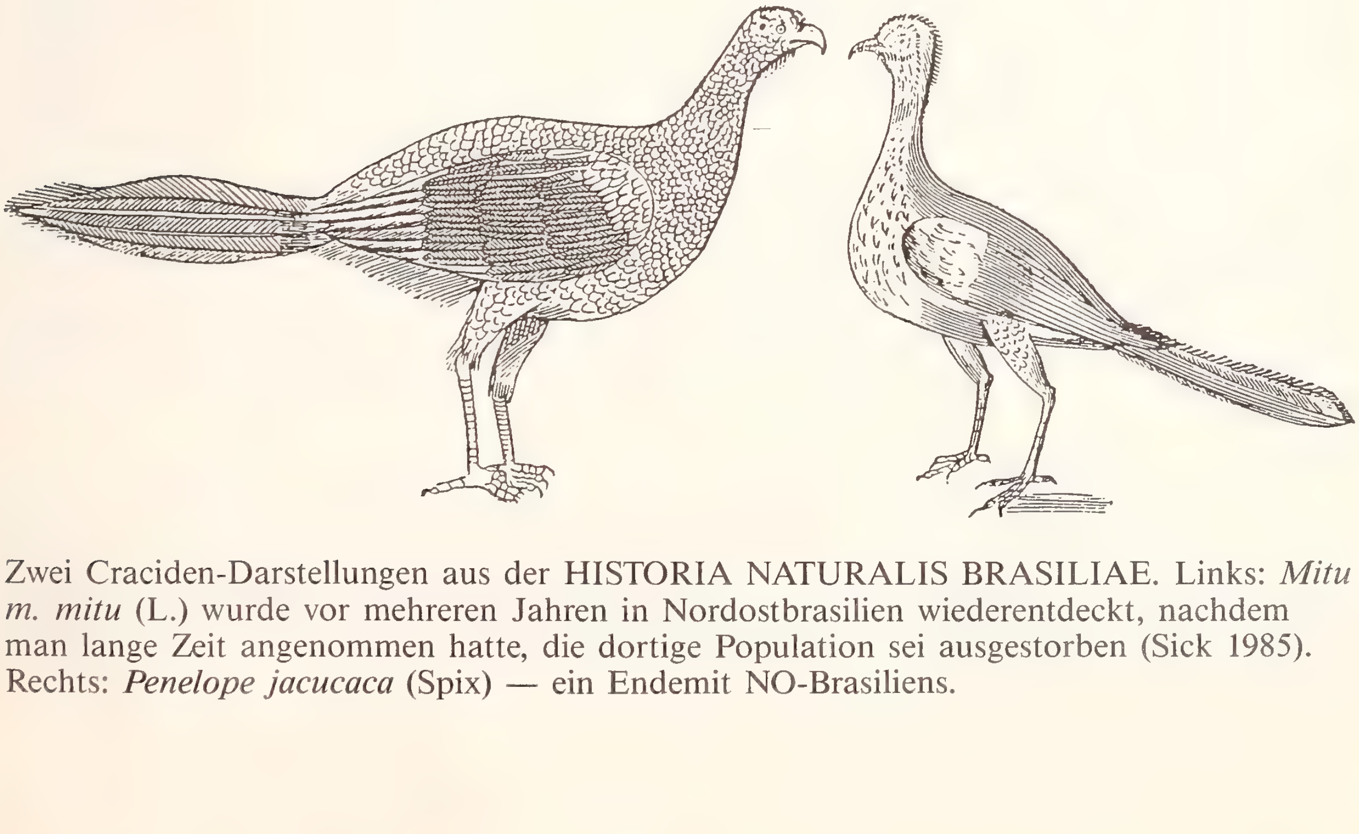
Festungen wurden gebaut und Kanäle angelegt, es wurde gepoldert. Auf der Insel Vaz wurde die „Moritzstadt" errichtet. Vrijburg wurde gegründet, . . . ein zweitürmiger Gouverneurspalast und das Landhaus Boa Vista gebaut, ferner ein vorbildlicher botanischer Garten. In den Tropen der Neuen Welt entstand eine europäische Kulturlandschaft des Barock" (Beck 1986).

1648 ließ der Graf von dem Gelehrten Joannes de Laet den ersten naturwissenschaftlichen Forschungsbericht über Brasilien mit den Arbeiten Georg Markgrafs und Willem Pisos herausgeben. Das Werk erschien unter dem Titel „HISTORIA NATURALIS BRASILIAE" und enthält neben Berichten über Indianerstämme, Tropenkrankheiten, Gifte, Heilmittel, Pflanzen, Säugetiere, Reptilien, Fische und Insekten auch ein Kapitel über Vögel, die vorwiegend in NO-Brasilien beobachtet wurden. Dieses Kapitel (LIBER QUINTUS, QUI AGIT DE AVIBUS), das — wie die übrigen Berichte über Tiere und Pflanzen — von Laet nach Markgrafs Aufzeichnungen herausgebracht wurde, ist Gegenstand meiner Untersuchung. Die dem Text beigefügten Illustrationen sind Holzschnitte von minderer Qualität und lassen nur selten die dargestellte Vogelart erkennen. Um so ergiebiger sind die meist präzisen Beschreibungen von Markgraf. Fast alle der von ihm beschriebenen und in der Lingoa geral benannten Vögel (darunter einige inzwischen selten gewordene Endemismen Nordostbrasiliens) sind auch von A. v. Eeckhout, Z. Wagner und F. Post gemalt worden. Diese Künstler haben noch weitere Darstellungen von Vögeln geliefert, die in Markgrafs Bericht nicht vorkommen, so daß insgesamt über 150 Arten auf Bildern festgehalten wurden, während Markgraf nur ca. 120 Vögel beschrieben hat. Wie H. Wegener schrieb, ist der Maler der Ölbilder (Lib. pict. A33) Albert van Eeckhout. Die Aquarelle (Lib. pict. A36 u. A37) wurden von Zacharias Wagner und Frans Post gemalt. Eeckhout hat auch die Vogelnamen auf seinen Bildern angegeben (in der Lingoa geral). Die Beschriftung der Aquarelle hat Graf Moritz persönlich vorgenommen, wobei Markgraf die Vogelnamen hinzugefügt haben soll. Neben den oben genannten Bildern existieren noch ein Band mit Skizzen von v. Eeckhout (Lib. pict. A38) sowie ein „Thierbuch von Zacharias Wagner" (Ca 226a) mit ca. 20 Vogelarten (vgl. Schneider 1938), das sich im Dresdener Kupferstichkabinett befindet. Als Vorlage für die Bilder dienten erlegte und in Volieren gehaltene Vögel. Darüber hinaus wurden auch andere Tiere sowie tropische Pflanzen, Landschaften und Eingeborene gemalt. Einzigartig sind die Landschaftsbilder von Frans Post, dem „Canaletto Brasiliens". Einige erschienen als Kupferstiche in dem Brasilienwerk von Caspar Barlaeus, das ebenfalls auf Initiative des Grafen herausgegeben wurde. Zu diesem Werk gehören auch vier Karten von Georg Markgraf.

Als Graf Moritz 1644 Brasilien verließ (im gleichen Jahr starb Markgraf in Angola), ging eine Ära der wissenschaftlichen Erforschung Brasiliens zu Ende. „Man braucht nicht die Finger einer Hand, um die Reisenden aufzuzählen, die in der Zeit zwischen 1650 und dem Anfang des 19. Jahrhunderts sichere und zusammenhängende Nachrichten über die Natur dieses . . . Landes nach Europa gebracht haben. Und gerade in diese Zeit der völligen Verschlossenheit Brasiliens fallen Grundlegung und Aufschwung der systematischen Zoologie . . . Buffon, Linné, Gmelin, Hermann, sie alle waren vielfältig, manchmal allein, auf das angewiesen,


HISTORIA NATVRALIS
BRASILIAE,
Auſpicio et Beneficio
I. MAVRITII
In qua
Non tantum Plantæ et Animalia, ſed et Indigenarum morbi, ingenia et mores deſcribuntur et Iconibus ſupra quingentas illustrantur
LVGDVN. BATAVORVM,
Apud Franciſcum Hackium,
et
AMSTELODAMI,
Apud Lud. Elzevirium 1648

Das barocke Frontispiz der HISTORIA NATURALIS BRASILIAE.



Zwei Craciden-Darstellungen aus der HISTORIA NATURALIS BRASILIAE. Links: *Mitu m. mitu* (L.) wurde vor mehreren Jahren in Nordostbrasilien wiederentdeckt, nachdem man lange Zeit angenommen hatte, die dortige Population sei ausgestorben (Sick 1985). Rechts: *Penelope jacucaca* (Spix) — ein Endemit NO-Brasiliens.

was in der kurzen Zeit der Regierung des Grafen Moritz in Brasilien beobachtet, beschrieben und abgebildet worden war." (Schneider 1938).

1652 trat der Graf in die Dienste des Großen Kurfürsten von Brandenburg, der die ganze Gemäldesammlung aufkaufte und seinem Leibarzt, Christian Mentzel, den Auftrag erteilte, die losen Ölbilder zu ordnen, während die bereits gebundenen Aquarelle in der Bibliothek des Kurfürsten untergebracht wurden. Da die meisten der auf den Gemälden dargestellten Vögel auch in Markgrafs Beschreibungen vorkommen, war es für Mentzel eine interessante Aufgabe, die entsprechenden Textstellen herauszusuchen. So vermerkte er auf jedem Ölbild, zu dem er eine passende Beschreibung fand, die dazugehörige Seitenzahl im Markgrafschen Vogelkapitel. War zu einer Beschreibung nur ein Aquarell vorhanden, so wurde dies anstelle des fehlenden Ölgemäldes angeführt. Bei dieser Arbeit sollen Mentzel einige Irrtümer unterlaufen sein.

Ein Teil des Bildmaterials wurde bereits 1816 von Hinrich Lichtenstein bearbeitet, und im Jahre 1938 brachte A. Schneider eine umfassende Studie über die Vogelbilder van Eeckhouts etc. heraus.²) Sie befanden sich damals noch in der Preußischen Staatsbibliothek in Berlin. Während des Krieges fielen sie in die Hände der Polen, die sich nach Krakau brachten, wo sie jetzt in der Bibliothek Jagiellonska liegen.

Schneider ging bei seiner Arbeit primär von den Ölbildern³) aus, verwendete aber auch die Aquarelle und suchte dazu die entsprechenden Stellen in Markgrafs Text heraus. Bei der Aufstellung der Tabelle am Schluß seiner Abhandlung ging er den umgekehrten Weg, wobei er vermerkte, wenn zum Text kein Bild vorhanden war. Darüber hinaus stellte er auf den Gemälden über 40 Arten fest, die in Markgrafs Beschreibungen nicht vorkommen. Leider hatte ich nur die Möglichkeit, die Vogelarten nach diesen Beschreibungen zu bestimmen, die gemäß den wissenschaftlichen Gepflogenheiten jener Zeit in lateinischer Sprache niedergeschrieben wurden. Erst nachdem ich diese Bestimmungsarbeit abgeschlossen hatte, erfuhr ich durch Prof. Dr. H. Sick von der Abhandlung A. Schneiders und begann sofort, dessen Ergebnisse mit meinen zu vergleichen. In der folgenden Liste gehe ich von Markgrafs Beschreibungen aus, wobei ich bei jeder Spezies zuerst den von ihm (in der Lingoa geral) genannten Vogelnamen anführe. Die Reihenfolge ist die gleiche wie in seinem Text. Wenn mit Schneiders Bestimmung keine Übereinstimmung erzielt werden konnte, bin ich auf die entsprechende Textstelle ausführlicher eingegangen und habe z. T. längere Passagen zitiert.⁴) Wenn kein Gemälde zu einer Beschreibung vorhanden war, wurde dies vermerkt. Im Anschluß an die Liste erfolgt eine Aufzählung der Vogelarten, die Schneider nur auf den Ölbildern und Aquarellen feststellen konnte. Darunter befinden sich auch einige Arten, von denen S. behauptet, sie seien im Markgrafschen Text beschrieben, was aber — wie ich anhand von Zitaten nachweisen konnte — nicht stimmt. Die Namen dieser Spezies habe ich mit einem x gekennzeichnet. Abschließend werden die Vögel genannt, die nicht in Brasilien beobachtet wurden.

---

²) Da Schneiders Veröffentlichung 50 Jahre zurückliegt, entsprechen die von ihm verwendeten wissenschaftlichen Namen nicht immer dem aktuellen Stand.

³) Über deren Qualität schreibt er auf S. 80: „. . . Vom Standpunkt des Zoologen aus betrachtet sind die Aquarelle meist viel brauchbarer, weil exacter, als die Oelbilder, und völlig frei von Stilisierungen oder gar Phantasieprodukten, wie sie in den Lib. pict. A33 mehrfach angetroffen werden." Schneider erwähnt außerdem, daß nach einer Ausstellung im Louvre nicht alle Bilder zurückgekommen seien.

⁴) Determinationen in Übereinstimmung mit Schneider erscheinen in Fettdruck.

Liste der Vögel, die von Georg Markgraf in der HISTORIA NATURALIS BRASILIAE beschrieben wurden (die heutigen wissenschaftlichen Namen nach A. Ruschi [1979] und H. E. Wolters [1982]):

1. „Nhanduguacu" = ***Rhea a. americana***[5]). (Über das Vorkommen schreibt Markgraf: „. . . häufig in der Capitania Serigippo und Rio Grande. Wurde bei Pernambuco nicht gesehen . . .")

2. „Iacana". Unter diesem Namen führt Markgraf vier verschiedene Arten an. Die erste ist ***Porphyrula martinica***.

3. „Alia species appellatur a Brasiliensibus Aguapecaca" = *Porphyriops m. melanops* ist die zweite Art (kein Bild vorhanden). (Markgraf: „Eine andere species wird von den Brasilianern ‚Aguapecaca' genannt, Figur und Größe wie die vorherige Art, aber bescheidener in der Gesamtfärbung, die dem Farbton des Rückengefieders der vorangegangenen species ähnelt. Die Farbe der Flügel geht mehr ins Bräunliche. Hat außerdem kein Stirnschild . . ."). Diese Spezies konnte von A. Schneider (1938) nicht identifiziert werden.

4. „Tertia species" = ***Gallinula chloropus galeata*** ist die dritte Spezies, wie bereits A. Schneider feststellte.

5. „Quarta species" = *Jacana j. jacana* ist die vierte Art. Schneider schreibt *Jacana spinosa jacana* L. Nach H. E. Wolters (1982) kommt *Jacana spinosa* L. (Gelbstirn-Jassana) von Mexiko bis W-Panama und auf den Großen Antillen vor. (M. erwähnt den gelben Schnabel, das rote Stirnschild und die ebenfalls roten Lappen an der Schnabelwurzel etc.)

6. „Curicaca" = *Theristicus c. caudatus* (im Volksmund Curicaca), wie aus Markgrafs Beschreibung hervorgeht. Schneider gibt stattdessen ***Theristicus melanopis*** (Gm.) an, der aber in den Anden von Ecuador bis Chile und Patagonien vorkommt. H. E. Wolters schreibt in seiner system. Liste der Vogelarten der Erde (1982) über *Th. melanopis*: „Konspez. mit *Th. caudatus*?".

7. „Alia species" = ***Numenius phaeopus hudsonicus***. Laut Schneider existiert ein Gemälde von Albert van Eeckhout, auf dem diese Spezies, die in NO-Brasilien Wintergast ist, dargestellt wird.

8. „Tijepiranga" = ***Ramphocelus b. bresilius*** = der Tié-sangue.

9. „Alia huius species" = *Thraupis e. episcopus*. (M. schreibt, die Oberseite sei graublau und die Unterseite silbrig weißlich.) Schneider ist der Auffassung, daß es sich hier wie bei der Beschreibung des „Sayacu" (Nr. 16) um *Thraupis sayaca* (L.) handelt. S. erwähnt kein Bild von *T. episcopus*.

10. „Iacapu" = ***Sericossypha loricata***. Schneider verwendet die Bezeichnung *Compsothraupis loricata* (Licht.).

11. „Iambu" = *Nothura maculosa cearensis*. (M. erwähnt, der Vogel sei so groß wie unser Rebhuhn, das Gefieder sei gelbbräunlich und habe dunkle Flecken.) S. nennt dagegen *Rhynchotus r. rufescens* (Temm.), von dem angeblich auch ein Bild existiert, während von *N. maculosa* keine Abb. erwähnt wird. *R. rufescens* ist jedoch größer als ein Rebhuhn und hat ein ungeflecktes Hals- und Brustgefieder.

12. „Gallina Africana ex Insula do Majo" = ***Numida meleagris galeata***. „Huic similes" = *Guttera pucherani verreauxi* (wurde von S. übersehen, kein Bild vorhanden).

13. „Guiratangeima" = *Icterus i. croconotus*. S. meint, daß es sich hier um *Icterus jamacaii* (Gm.) handelt. Mag sein, daß auf dem dazugehörigen Ölbild *I. i. jamacaii* dargestellt ist, die Beschreibung Markgrafs bezieht sich auf *I. i. croconotus*: „. . . Der Schnabel ist schwärzlich, an der Unterseite ist er an einer Stelle etwas heller. Kopf(!), Kehle und obere Brustpartie sind schwarz. Die hinteren Halsfedern sind gelborange. Auf dem Vorderrücken hat er einen schwarzen Fleck(!), der sich bis zu den Flügeln ausdehnt. (Anmerkung: Diesen Fleck hat *Icterus i. jamacaii* eindeutig nicht.) Die Flügel sind schwarz, in deren Mitte befindet sich ein weißer Fleck. Der Schwanz ist ebenfalls schwarz. Der übrige Körper gelblich-orange . . ." Über die Nistweise schreibt Markgraf: „. . . nisten in hohen Acaya-Bäumen in der Nähe von Siedlungen. An den Zweigenden errichten sie in großer Zahl vortreffliche, ovale Pendelnester . . ."

14. „Iupuiuba seu Iapu" = ***Cacicus c. cela***, der Japim oder Xexéu. (M. erwähnt eine Kolonie von über 400[!] Nestern in einem einzigen Baum.)

15. Außerdem weist M. noch auf einen anderen Kaziken hin: „. . . ich sah auch ganz schwarze mit leuchtend rotem Rücken . . ." = *Cacicus haemorrhous* affinis (von S. übersehen). Kein Bild vorhanden.

---

[5]) Da Ruschi (1982) und Schneider (1938) bei ihrer Bestimmung der von Markgraf beschriebenen Vögel die ternäre Nomenklatur benutzten, verwende ich sie ebenfalls (auch ihnen standen keine Stopfpräparate oder Bälge mit Fundortangaben zur Verfügung, denn Markgraf hat nichts dergleichen hinterlassen). In den Fällen, wo die Subspezies nicht eindeutig aus der Beschreibung Markgrafs hervorgeht, habe ich die ssp. angegeben, die in NO-Brasilien vorkommt, da sich M. vornehmlich in dieser Region aufhielt, als er in Brasilien war. Wenn A. Schneider z. B. eine ssp. vom Oberamazonas angab, mußte ich ihn korrigieren, weil Markgraf nie dort gewesen ist.

16. „Sayacu" = ***Thraupis s. sayaca*** (der Sanhaço). (M.: „. . . der ganze Körper ist mit graublaugrünlich schimmerndem Gefieder bedeckt.")

17. „Ani" = ***Crotophaga ani.*** (M.: „. . . ruft mit hoher Stimme: Yiiiiiy.")

18. „Guira guainumbi" = ***Momotus momota*** *marcgraviana* kommt in NO-Brasilien vor, während der von S. angegebene *Momotus momota simplex* im Amazonasbecken anzutreffen ist (Ruschi 1979).

19. „Jaguacati guacu" = ***Chloroceryle a. amazona*** (Markgrafs Beschreibung: dunkler Schnabel, winzige weiße Pünktchen auf den Flügeln, weißer Halsring, drosselgroß etc.).

20. „Mitu vel Mutu" = ***Mitu m. mitu.***

21. „Mituporanga" = ***Crax f. fasciolata*** (die Textillustration zeigt deutlich die gekräuselte Federhaube).

22. „Ibijau" = ? (M. beschreibt u. a. den kleinen Schnabel und großen Rachen des etwa schwalbengroßen Vogels, außerdem weist er auf die kammartigen Zinken an den Krallen der Mittelzehen hin. Weiterhin beschreibt M.: „. . . die Flügelspitzen reichen bis zum Schwanzende. Die Unterseite ist ähnlich wie beim Sperber schwarzweiß befiedert. Kopf, Rücken, Flügel und Schwanz sind dunkel [schwärzlich] gefärbt, mit eingestreuten hellen Flecken . . .") Schneider meint, daß es sich hier um das ♀ von *Hydropsalis brasiliana* handelt.

23. Es folgt nun das Kolibrikapitel „Guainumbi variae species". Die hier aufgeführten Kolibriarten sind, wie ich dem Werk von A. Ruschi (Beija — Flores do Estado do Espirito Santo, São Paulo 1982) entnehme, von O. Pinto und A. Ruschi vollständig bestimmt worden, während A. Schneider nur einen Teil der von M. beschriebenen Spezies bestimmt hat. Ich zitiere aus dem oben genannten Buch: „. . . Pinto has recognized 7 (hummingbirds) from Marcgrave's descriptions. These are (Marcgrave's numbering):
1. ***Amazilia leucogaster***
2. ***Chlorostilbon aureoventris pucherani*** (Bourcier et Mulsant) 1848
3. ***Eupetomena macroura simoni*** (Hellmayr) 1929
4. ***Glaucis hirsuta hirsuta*** (Gmelin) 1758
5. *Anthracothorax nigricollis* (Vieillot) 1817
6. ***Polytmus guainumbi thaumantias*** (Linné) 1758
8. ***Chrysolampis mosquitus*** (Linné) 1758
Further study suggests of nos. 7 and 9 that
7. is *Chrysolampis mosquitus* (Linné) 1758, young male bird, and
9. is *Chlorestes notatus cyanogenys* (Wied) 1832.
The present writer also agrees with O. Pinto's identifications for numbers 1 to 6 and 8." Laut Schneider existieren zu den Nummern 5, 6, 7 und 9 keine Ölbilder. Er bestimmte die Nummern 1, 2, 3, 4, 6 und 8 und kam dabei zu denselben Ergebnissen wie Pinto und Ruschi.

24. „Iacupema" = ***Penelope jacucaca***. Aufgrund der Beschreibung Markgrafs bin ich unabhängig von Schneider ebenfalls zu dem Schluß gekommen, daß es sich hier nicht um *Penelope superciliaris* (Jacupemba), sondern um *P. jacucaca* (Jacucaca) handelt. M. beschreibt das für diese Art typische Gefieder, den weißen Überaugenstreifen, die roten Beine etc.

25. „Iamacaii" = ***Icterus i. jamacaii.***

26. „Iacurutu" = ***Bubo virginianus deserti*** kommt in den Trockengebieten NO-Brasiliens vor. Dagegen erstreckt ich das bras. Verbreitungsgebiet des von S. genannten *B. v. nacurutu* vom oberen Amazonas bis nach SO-Brasilien (Ruschi 1979).

27. „Soco" = ***Tigrisoma lineatum marmoratum*** = Soco-boi-de-cabeça-castanha.

28. „Matuitui" = ***Charadrius semipalmatus*** (M.: „. . . etwa lerchengroß, Schnabel dunkel, unterer Schnabelansatz orange gefärbt. Schöne dunkle Augen. Obere Kopfhälfte, Rücken, Flügel und Schwanz bräunlich-grau, Flügelränder schwärzlich . . . Kehle, Brust und Bauch weißlich . . . über dem Schnabel ein weißer Stirnfleck, hat außerdem einen weißen Halsring, darunter an den (Brust-)Seiten bräunlich grau . . . die Beine sind gelblich . . . hat nur drei Zehen, die alle nach vorn weisen . . . kommt an den Meeresküsten . . . vor").

29. „Iabiru" = ***Jabiru mycteria.*** Die Textillustration zu dieser Beschreibung zeigt *Mycteria americana* und gehört zu der anschließend beschriebenen Vogelart, während der dazu abgebildete Vogel, der Jaburu (*J. mycteria*), eindeutig hier hingehört. M.: „. . . der Schnabel ist schwarz, am Ende etwas nach oben gekrümmt . . . und spitz, der obere Teil ist etwas höher als der untere." (M. gibt außerdem die Länge und Breite des mächtigen Schnabels an.) „. . . Die sehr langen Beine sind . . . schwärzlich . . . Sein ganzes Gefieder ist weiß wie das eines Schwans . . . Fast der ganze Hals . . . und Kopf sind unbefiedert und mit schwarzer Haut bedeckt . . . Der breite Schwanz reicht (nur) bis zu den Flügelspitzen.")

30. „Iabiru guacu" = ***Mycteria americana.*** (M.: „. . . hat einen langen . . . nach unten gebogenen Schnabel . . . auf dem Kopf eine grauweiße Knochenplatte . . . Der obere Teil des Halses ist ebenso wie der Kopf mit runzeliger grauer Haut überzogen . . . Der Körper gleicht dem einen Storches, der Schwanz ist kurz und schwarz . . . die Beine grau . . . das Gefieder von Rumpf und Hals weiß . . . die Flügel bis auf die schwarzen Ränder ebenfalls weiß . . .")

31. „Manucodiata". Schneider schreibt, daß hiermit ***Paradisaea apoda*** L. gemeint ist, was durch die Beschreibung Markgrafs voll bestätigt wird.

32. „Guirapunga" = ***Procnias a. averano,*** der Araponga-de-barbelas. (M. beschreibt die schwar-

zen Bartzotteln und die Rufe des bärtigen Glockenvogels: „. . . wie Axt- bzw. Amboßschläge: cock, cock, aber auch . . . kur, kur, kur . . . wird von den Portugiesen ‚Ave de verano' genannt.")

33. M. stellt hier „Guirapunga femina", also das Weibchen von *P. a. averano*, vor.

34. „Guiraquerea" = ***Hydropsalis b. brasiliana***. Wie bei der Beschreibung des „Ibijau" weist M. auch hier auf die großen, dunklen Augen, den breiten Rachen und die kammartigen Zinken an den Krallen der Mittelzehen hin. Außerdem erwähnt er, daß der Vogel ein goldbraunes Nackenband und zwei weit herausragende Schwanzfedern hat. Ich bin mit S. der Auffassung, daß es sich hier um das Männchen von *H. brasiliana* handelt.

35. „Jacamaciri" = ***Galbula ruficauda rufoviridis***.

36. „Cariama" = ***Cariama cristata***. (M. schildert das durchdringende Geschrei der Seriemas.)

37. „Guara" = ***Eudocimus ruber***. S. schreibt *Guara rubra* L. (M. erwähnt, daß der Guará häufig in „Marahoon" [= Maranhão] und „Rio de Ieneiro" vorkommt und die Eingeborenen sich gerne mit seinen Federn schmücken.)

38. „Urutaurana" = ***Spizaetus o. ornatus***, und nicht der Urutau! Zu demselben Resultat kam Schneider.

39. „Maguari" = ***Euxenura maguari***. (M.: „. . . klappert wie unser Storch mit dem Schnabel.")

40. „Guarauna" = ***Aramus g. guarauna***. S. schreibt *Aramus s. scolopaceus* (Gm.).

41. „Aiaia Brasiliensibus, Colherado Lusitanis (= portug.), Belgis Lepelaer (= Löffler)" = ***Ajaia ajaja*** (M.: „Häufig am Rio S. Francisco . . .").

42. „Picuipinima" = *Scardafella s. squammata* und nicht *Columbina picui*, wie die volkstümliche Bezeichnung zunächst vermuten läßt, auch nicht *Columbigallina passerina griseola* (Spix), wie Schneider schreibt. Schon Wied (Beiträge IV) stellte fest, daß es sich bei der Beschreibung Markgrafs um *S. squammata* handelt. Ich zitiere M.: „. . . hat einen dunkelbraunen Taubenschnabel . . . die Federn von Kopf, Hals, Rücken und Flügeln sind graubraun und haben sichelförmige, schwarze Ränder. Die längeren Flügelfedern, die beim Fliegen zum Vorschein kommen, sind zum Teil rotbraun . . . Der lange Schwanz besteht aus graubraunen Federn . . . Die weißlichen Bauchfedern haben sichelförmige, dunkle Ränder . . .") Laut S. existiert sowohl von *C. p. griseola* als auch von *S. squammata* ein Ölbild.

43. „Picacuroba" = *Columba picazuro marginalis*. (M. schreibt, das Gefieder dieser Taube sei rotbraun und grau, die Beinfarbe rot.) S. führt hier *Oreopeleia montana* L. an (= *Geotrygon montana*), setzt aber ein Fragezeichen dahinter. *C. picazuro* wird von S. nicht erwähnt. Es ist daher anzunehmen, daß von dieser Taube kein Bild existiert.

44. „Avicula" = *Arundinicola leucocephala*. (M.: „. . . hat die Größe und Figur eines Sperlings, der Kopf ist weiß, der übrige Körper schwarz . . . ruft ziep, ziep.") S. hat diese Beschreibung übersehen. Kein Bild vorhanden.

45. „Tuidara" = ***Tyto alba tuidara*** = „Germanis Schleiereule" (Markgraf).

46. „Guacaguacu" = ***Phaetusa simplex*** = Gaivota-do-bico-grande. (M.: „. . . portug. Gaivota . . . ein Vogel von der Größe eines Huhns mit einem langen, kräftigen gelben Schnabel. Die Kopfplatte ist ebenso schwarz wie die Handschwingen und der Schwanz. Kehle, Hals, Brust und Bauch sind weiß . . .") Kein Bild vorhanden.

47. „Tapera" = ***Phaeoprogne t. tapera***. Von dieser Schwalbe existiert auch kein Bild.

48. Es folgt das Papageienkapitel: M. schreibt, daß sie in Baumhöhlen brüten, und schildert die Entwicklung der Jungvögel. „Prima species Aiurucurau" = ***Amazona a. aestiva***.

49. „Secunda species" = ***Amazona a. aestiva***. (M.: „. . . ähnelt, von kleinen Abweichungen abgesehen, der vorherigen . . . Kopfplatte und Kehle sind hellgelb gefärbt, der Oberschnabel ist von einem blaugrünen Stirnfleck gesäumt.")

50. „Tertia species Aiurucuruca" = *Amazona a. amazonica* und nicht *A. aestiva*, die S. an dieser Stelle anführt. Aus der Beschreibung Markgrafs geht eindeutig hervor, daß mit der „Aiurucuruca" die Curica (*A. a. amazonica*) gemeint ist: „In der Mitte der bläulichen Kopfbedeckung befindet sich ein gelber Fleck, auch unter den Augen ist ein solcher Fleck . . ."

51. Im folgenden Absatz werden die „Perroquets" behandelt: „Prima species" = *Brotogeris viridissimus* (= *tirica*). (M.: „Ungefähr schwalbengroß, im ganzen grün gefärbt, sehr langer Schwanz, Schnabel dunkel.") S. schreibt lediglich, daß hierzu kein Bild vorhanden ist.

52. „Secunda: Tui aputejuba" = ***Aratinga aurea aurea***.

53. „Tertia Tuitirica" = ? S. gibt hierfür *Brotogeris tirica* an, doch M. schreibt, der Vogel sei etwas größer als die vorhergehende Art, sein Schnabel sei rötlich bzw. fleischfarben, die Füße bläulich, und der Schwanz rage nur etwas über die Flügelspitzen hinaus.

54. „Quarta" = ***Brotogeris sanctithomae*** *takatsukasae*. S. schreibt *Brotogeris st. thoma* Müller (Verbr.-Gebiet Oberamazonas etc.). *B. s. takatsukasae* kommt u. a. im Amazonasmündungsgebiet vor. Kein Bild. (M.: „Etwa Starengröße, ähnlich gefärbt wie die 2. Art, aber mit etwas kürzerem Schwanz.")

55. „Quinta Iendaya" = *Aratinga jandaya*.

56. „Sexta Tuiete" = *Forpus xanthopterygius xanthopterygius*. Nach Wolters (1982) ist *Forpus x.*

xanthopterygius identisch mit dem von Schneider an dieser Stelle genannten *Forpus passerinus vividus* (Ridgw.). (M.: „. . . etwa lerchengroß, Gesamtfärbung grünlich, Flügelbug bläulich . . . am Flügelrand ein längliches blaues Feld. Auf dem Rücken bis zum Schwanzansatz ebenfalls blau. Schwanz kurz . . . Füße grau.")

57. „Septima Tuipara" = ***Brotogeris chrysopterus tuipara.*** Markgraf erwähnt ebenso wie Forshaw (Parrots of the world 1981), daß *B. c. tuipara* in verlassenen Baumtermitennestern brütet. Kein Bild vorhanden.

58. „Araracanga" = ***Ara chloroptera.***

59. „Ararauna" = ***Ara ararauna.***

60. „Anaca" = ***Pyrrhura leucotis** griseipectus* und nicht der Anacã (*Deroptyus accipitrinus*); Markgrafs Beschreibung der oberen Brustpartie trifft auf *griseipectus* zu. S. nennt *P. l. leucotis.*

61. „Maracana" = *Cyanopsitta spixii.* (M.: „. . . größer als ein *Psittacus*, das ganze Gefieder ist graublau . . . liebt Früchte, besonders die Murucujafrucht.") Offensichtlich hat Schneider diese Beschreibung übersehen, da er sie an keiner Stelle erwähnt.

62. „Maracana" = *Ara s. severa.* (Markgraf anknüpfend an die Beschreibung des blaugrauen Maracana [*C. spixii*]: „. . . ebenfalls eine kleinere Ara-species, von der Größe eines Psittacus, der Figur eines Ara, hat einen langen Schwanz . . . der Schnabel ist dunkel [schwärzlich], die Haut um die Augen herum weiß, mit schwarzen Punkten [bzw. winzigen Federn]. Die Augen sind gelb . . . Kopf, Hals und Flügel sind kräftig grün gefärbt . . . die obere Kopfbedeckung bläulich-grün . . . Die Schwanzunterseite besteht aus rötlichen Federn. Ebenso die Unterseiten der Flügel, ihre Oberseiten sind grün, die Flügelspitzen dunkelblau. Die vorderen Kanten der Flügel sind rot. Über dem Schnabel befindet sich ein kleiner dunkler Stirnfleck . . .") Diese Beschreibung trifft genau auf *Ara severa* zu, von dem angeblich kein Bild existiert. Schneider gibt unter Bezugnahme auf diese Textstelle und ein Ölbild *Ara maracana* an.

63. „Quiiubatui" = ***Aratinga guarouba.***

64. „Paragua" = ? S. hält diesen und den folgenden Papagei für Phantasieprodukte. (M.: „Der Papagei ist schwarz, etwa so groß wie der Aiurucariu, Brust, Rücken und obere Bauchpartie sind rot . . . der Schnabel ebenso wie die Füße dunkelgrau . . .")

65. „Tarabe" = ? (M.: „Der Papagei ist grün, größer als der Paragua, Kopf, Brust und vordere Flügelränder sind rot, Schnabel und Füße dunkelgrau.")

66. „Aiurucatinga" = *Aratinga l. leucophthalmus.* (M.: „. . . hat die Größe eines fast erwachsenen Hühnerkükens, das Gefieder ist grün, die Iris rot, um die Augen herum weiße Haut. Schnabel und Beine sind hell gefärbt. Der Schwanz ist lang und grün.") S. hält die hier beschriebene Spezies für *Ara manilata* (Bodd.), setzt jedoch ein Fragezeichen dahinter. *A. manilata* hat einen schwärzlichen Schnabel und gelbe Haut um die Augen, außerdem einen rotbraunen Fleck auf dem Abdomen. S. schreibt, daß Lichtenstein den auf dem entsprechenden Ölbild (das ziemlich ungenau sein soll) dargestellten Papagei für *Psittacus macavuanna* Gm. hält, und fügt hinzu, daß dieser identisch sei mit *Ara manilata.* Doch der von Wied (in seinen Beiträgen zur Naturgeschichte Brasiliens) beschriebene *P. macavuanna* ist eindeutig *Ara maracana.*

67. „Aiuruapara" = *Ara n. nobilis.* (M.: „. . . ähnelt der vorangegangenen Art, ist aber kleiner.") *A. nobilis* ist in der Tat etwas kleiner als *Aratinga leucophthalmus* und hat wie dieser grünes Gefieder, einen langen Schwanz und weiße Haut um die Augen, ja sogar die gleichen roten Flecken an den Flügelunterseiten. S. ist hier zu keinem Ergebnis gekommen.

68. „Ipecu" = ***Campephilus melanoleucos cearae.*** S. gibt *Scapaneus m. melanoleucos* Gm. an, über dessen Verbreitung in Brasilien schreibt Ruschi (1979): „Brasil amazônico, inclusive o norte de Goias." Dagegen ist das Vorkommen von *C. m. cearae* auf Nordostbrasilien beschränkt. (M.: „. . . Der Vogel hat die Größe einer Taube . . . Zwei Zehen sind nach vorn und zwei nach hinten ausgerichtet, wie bei den Papageien. Die Kopffedern sind rot und enden in einer Haube . . . Der Hals ist bis zum Schnabelansatz schwarz . . . Auf jeder [Hals-]Seite verläuft eine breite weiße Linie, die sich . . . auf dem Rücken fortsetzt. Die Flügeloberseiten sind schwarz, die Unterseiten weißlich, der Schwanz ist schwarz, das Bauchgefieder . . . ist schwarz-weiß gemustert. Hat einen kräftigen, spitzen Schnabel . . ., mit dem er nach Spechtart die Baumrinde aufhackt.")

69. „Urubu" = *Cathartes burrovianus urubutinga.* Nach der Beschreibung Markgrafs kann es sich nur um diese Art handeln und nicht um *C. melambrotus* oder *C. aura ruficollis*, den S. unter Bezugnahme auf diese Textstelle und ein Ölbild anführt. (M.: „. . . ein Menscheneter, ein Raubvogel, etwa so groß wie ein Milan . . . mit hellen hühnerähnlichen Beinen, langem Schwanz und Flügeln. Sein Gefieder ist grauschwarz . . . Er hat einen kleinen Kopf, der dem eines indischen Huhns ähnelt und mit etwas runzeliger Haut bedeckt ist . . . Die linke Seite des Kopfes ist unter dem Auge gelborange gefärbt, über dem Auge bläulich, ansonsten orange und rotbraun. Die rechte Kopfseite ist um das Auge herum orange und der Rest etwas heller gefärbt. Der kräftige, gekrümmte Schnabel ist bis zur Mitte mit orangefarbener, leicht bläulich schimmernder Haut überzogen. In der Mitte des Oberschnabels befindet sich eine weite Nasenöffnung, die Spitze des Schnabels ist . . . weißlich. Die Farbe der Augen [Iris] ist rot . . . die der Augenlider orange. Die

Zunge ist spitz und hat an den Rändern kleine Ausstülpungen. In der Capitania Sirigippo und am Rio S. Francisco kann man beobachten, wie sie sofort in großen Scharen herbeigeflogen kommen, wenn irgend jemand ein Tier tötet. Ein gräßlicher Vogel, immer gierig, niemals satt.")

70. „Tamatia" = ***Nystalus m. maculatus*** und nicht *Bucco tamatia*, wie man aufgrund der Namensgleichheit und der schlechten Textillustration annehmen könnte. (M.: „. . . [fast] überall gefleckt . . . Das weiße Bauchgefieder hat dunkle Flecken, unterhalb der Kehle ist das Gefieder gelbbraun . . . Der lange Schnabel ist rötlich und oben dunkelbraun . . . Der Schwanz ist kaum zu sehen. Kopf und Schnabel sind für den Körper eigentlich zu groß.")

71. „Tamatia avis aquatica" = ***Cochlearius c. cochlearius*** (im Volksmund „Tamatião" oder „Arapapá".

72. „Guiraienoia" = ***Dacnis cayana paraguayensis***. In Brasilien kommt die von S. genannte *Dacnis c. cayana* (L.) im Amazonasgebiet vor, während sich das bras. Verbr.-Gebiet von *D. c. paraguayensis* von Maranhão bis R. Grande do Sul erstreckt (Ruschi 1979).

73. „Guiraru nheengeta" = ***Fluvicola n. nengeta***.

74. „Cocoi" = ***Ardea cocoi***.

75. „Alia" = *Tigrisoma lineatum marmoratum* (iuv.) und nicht *Botaurus pinnatus*, auch nicht *Volatinia jacarina* L., die Schneider merkwürdigerweise an dieser Stelle nennt. Kein Bild vorhanden. (M.: „. . . eine andere Reiherart, größer als eine Hausente, hat einen langen spitzen Schnabel, . . . Kopf und Hals nach Reiherart . . . Iris goldgelb . . . Der Oberschnabel ist dunkel, an der Schnabelwurzel jedoch grüngelb. Die Federn des Kopfes und der Halsoberseite sind braungelb und schwarz gefleckt, an der Kehle weißlich. Das Gefieder von Halsunterseite, Brust und Bauch ist weißlich und hat dunkelbraune Flecken . . . Rücken und Flügel sind dunkelbraun und braungelb gefleckt, die Federn an den Rändern der Flügel sind zu gleichen Teilen schwarz und grau, die Spitzen weiß. Der Schwanz . . . hat weiße Querstreifen. Die Beine sind dunkelgrau gefärbt . . .")

76. „Guiratinga" = ***Egretta thula thula***. S. schreibt *Leucophoyx th. thula* (Molina).

77. „Ardeola columbae magnitudine" = ***Butorides s. striatus***.

78. „Iacarini" = ***Volatinia j. jacarina***. Kein Gemälde vorhanden.

79. „Guiratirica" = ***Paroaria dominicana***.

80. „Guiranheemgatu" = „vulgo Vincke" = ***Sicalis flaveola brasiliensis***. Nach der Gefiederbeschreibung handelt es sich um *S. flaveola* und nicht um *S. columbiana*. Kein Bild vorhanden.

81. „Curucui" = ***Trogon c. curucui***.

82. „Caracara" = ***Circus buffoni***. S. schreibt *Circus brasiliensis* Gm. Die Abb. (Holzschnitt), die der Beschreibung Markgrafs beigefügt wurde, ähnelt im Umriß dem Originalbild, von dem in Schneiders Abhandlung ein Schwarzweißfoto gezeigt wird. Bei diesem Bild handelt es sich offensichtlich um die Darstellung eines Immaturus der dunklen Phase von *C. buffoni* (= *brasiliensis*) (vgl. Hilty and Brown 1986). (M.: „. . . eine Art Habicht, etwa so groß wie ein Milan, hat einen langen Schwanz . . . Die Flügelspitzen reichen nicht ganz bis zum Schwanzende. Das Gefieder ist graubraun und hat helle Flecken. Der Schwanz ist hell-dunkel gemustert. Sein Kopf ähnelt dem eines Habichts, der Hakenschnabel ist dunkel gefärbt, die Beine gelborange . . .") Auf keinen Fall ist hier *Polyborus plancus* (Caracará) beschrieben, dessen Kopf und Schnabel ganz anders aussehen.

83. „Habui aliam eiusdem magnitudinis . . ." = *Milvago ch. chimachima*. Die kurze Beschreibung dieser Spezies, von der ein Gemälde existiert, wurde von Schneider übersehen. Ich zitiere Markgraf: „Es gibt noch eine andere (Art) von der gleichen Größe und Gefiederfärbung, jedoch mit weißlichen Brust- und Bauchfedern. Sie hat um die . . . Augen herum gelbliche Haut. Die Beine sind lehmfarben."

84. „Tijeguacu" = ***Chiroxiphia p. pareola*** (der Dançarino-de-dorso-azul mit dem roten Häubchen, wie aus der Beschreibung hervorgeht).

85. „Teitei" = ***Euphonia violacea aurantiicollis***. S. gibt *Tanagra* (= *Euphonia*) *violacea* (L.) an (Verbr.-Gebiet: N-Maranhão bis Venezuela). Dagegen kommt *E. v. aurantiicollis* auch bei Pernambuco vor.

86. „Guiraguacu beraba" = ***Hemithraupis g. guira***.

87. „Guiracoereba" = ***Cyanerpes c. cyaneus***. S. schreibt hier *Cyanerpes c. cyanus* (L.).

88. „Guiraperea" = ***Tangara cayana flava***. S. führt die alte Bezeichnung *Calospiza cayana flava* (Gm.) an.

89. „Japacani" = ***Donacobius a. atricapillus*** = der Japacanim.

90. „Cabure" = *Otus choliba decussatus* (?) = Caburé-comum. Schneider ist dagegen der Auffassung, daß Markgrafs Beschreibung auf *Glaucidium brasilianum* (Gm.) zutrifft, und weist in diesem Zusammenhang auf ein Gemälde hin, das seiner Meinung nach diese Art darstellt, während er von *O. choliba decussatus* kein Bild erwähnt. (M.: „. . . eine Eulenart von der Größe einer Drossel. Hat einen rundlichen Kopf, einen kurzen, gekrümmten, gelblichen Schnabel mit zwei Atemöffnungen; schöne, große, gelbe Augen . . . Unter den Augen und an den Schnabelseiten viele lange, dunkle Härchen. Die Beine sind wie die Zehen braungelb befiedert. Hat an den Zehen . . . halbmondförmige, scharfe Krallen von dunkler

Färbung. Der Schwanz ist breit, an seiner Wurzel enden die Flügel. Kopf, Rücken, Flügel und Schwanz sind dunkelbraun gefärbt. Hat am Kopf und Hals sehr kleine, auf den Flügeln größere weißliche Flecken. Der Schwanz hat weiße [Quer-] Streifen, das weißliche Brust- und Bauchgefieder dunkle Flecken. (Der Vogel) wird schnell zahm. Er kann den Hals so drehen, daß die Schnabelspitze nach hinten weist. Spielt mit dem Menschen wie in Äffchen, zeigt bei seinem Anblick ein reiches Gebärdenspiel und klappert mit dem Schnabel. Außerdem kann er die Federn an den Kopfseiten aufrichten, so daß sie wie Hörner oder Ohren aussehen. Verschlingt gerne rohes Fleisch.") Die für *Glaucidium brasilianum* typischen schwarzen Augenflecken auf dem Hinterkopf werden von Markgraf nicht erwähnt. Zudem hat *G. brasilianum* keine Federohren, auf die M. in seiner Beschreibung ausdrücklich hinweist.

91. „Andira aca" = Fledermaus (Markgraf: „. . . *Vespertilio cornutus* . . .").

92. „Macucagua" = ***Tinamus solitarius*** *pernambucensis* kommt, wie der Name schon sagt, auch bei Pernambuco vor. S. nennt hier *T. s. solitarius* (Vieillot), der in Brasilien südlich von Bahia bis Rio Grande do Sul verbreitet ist (Ruschi 1979).

93. „Columbae silvestris species" = ***Treron saothomae*** von der Insel S. Thomae vor der Küste Gabuns. S. schreibt *Treron s. thomae* (Gm.).

94. „Anas silvestris" = ***Cairina moschata.***

95. „Urubitinga" = ***Buteogallus u. urubitinga.*** S. schreibt an dieser Stelle *Hypomorphnus urubitinga* (Gm.).

96. „Mareca" = ***Anas b. bahamensis.***

97. „. . . alia species" = ***Amazonetta b. brasiliensis*** ♀. S. führt hier die veraltete lat. Bezeichnung *Nettion brasiliense* (Gm.) an. Kein Bild vorhanden.

98. „Tiieguacu paroara" = *Paroaria dominicana* (unausgefärbtes Ex.?).

99. „Tangara" = ***Tangara fastuosa.*** S. schreibt *Calospiza fastuosa* (Less.).

100. „Secunda species" = ***Pipra erythrocephala rubrocapilla,*** der Uirapuru-de-cabeça-vermelha.

101. „Anhima" = ***Anhima cornuta.*** Markgraf schildert ihre weithin hörbaren Rufe („vyhu, vyhu"). Außerdem schreibt er, daß man sie immer nur paarweise antrifft und ihr Horn ein Heilmittel enthält.

102. „Pitangua guacu" = ***Megarhynchus p. pitangua.*** M. erwähnt, daß die Portugiesen diesen Vogel „Bemtere" nennen („Bemtere Lusitanis") und weist u. a. auf seinen breiten Schnabel hin.

103. „Quaedam harum avium in summitate capitis maculam habent flavam . . . alias per omnia Pitanguaguacu similis" = *Pitangus s. sulphuratus.* (M.: „Einige dieser Vögel haben auf dem Kopf einen gelben Fleck . . . Ansonsten ähneln sie dem Pitanguaguacu.") Diese Beschreibung wurde von S. übersehen, der kein Bild von *P. sulphuratus*, aber eins von dem ähnlich aussehenden *Myiozetetes cayanensis* erwähnt. Da Markgraf schreibt, daß die hier geschilderte Art einen gelben Scheitelfleck hat und ansonsten der vorangegangenen Spezies gleicht, kann es sich nicht um *M. cayanensis* handeln, der einen orangefarbenen Scheitelfleck hat und außerdem viel kleiner ist.

104. „. . . quaedam ex parte luteam, vocatur a Brasiliensibus Cuiriri . . ." = *Tyrannus melancholicus despotes* (der Siriri). (M.: „. . . hat einen orangeroten Fleck auf dem Kopf, wird von den Brasilianern Cuiriri genannt, ähnelt ansonsten dem Pitanguaguacu.") Laut Schneider, der auch diese Beschreibung übersehen hat, existiert ein Gemälde von *Tyrannus melancholicus despotes.*

105. „Atingacu camucu" = ***Piaya cayana pallescens.***

106. „Guira acangatara" = ***Guira guira.***

107. „Matuitui". S. ist der Auffassung, daß es sich bei dem hier beschriebenen Vogel um *Nystalus maculatus* handelt.

108. „Aracari" = ***Pteroglossus a. aracari.***

109. „Tucana" = *Ramphastos dicolorus.* Schneider schreibt unter Bezugnahme auf diese Beschreibung und ein Ölbild *Ramphastos ariel* (Vigors). Von *R. dicolorus* erwähnt er keine Abbildung. (M.: „. . . hat die Größe einer Taube . . . Das Gefieder unterhalb der gelben Kehlfedern . . . ist orange und unten rot gerandet . . . Das übrige Gefieder ist schwarz. Hat einen riesigen Schnabel, . . . der außen gelblich bzw. hell und innen rötlich gefärbt ist.") (Anmerkung: Der Schnabel von *R. v. ariel* ist jedoch bis auf den schwarzgelben Rand an der Schnabelwurzel außen schwarz gefärbt.) In der darauffolgenden Annotatio schreibt Markgraf im letzten Satz, daß der von ihm beschriebene Tukan im Süden Brasiliens anzutreffen sei.

110. „Anhinga" = ***Anhinga a. anhinga.*** M. schildert, wie die Anhinga mit ihrem spitzen Schnabel Fische harpuniert.

111. „Ipecati Apoa" = ***Sarkidiornis melanotos sylvicola.*** S. verwendet hier den inzwischen veralteten lat. Namen *Sarkidiornis carunculata* (Licht.). Laut Wolters (1982) ist die Subspezies *sylvicola* identisch mit *carunculata.*

112. „Alium . . ." = ebenfalls *S. m. sylvicola*, wie aus der Beschreibung Markgrafs hervorgeht.

113. Es folgt die Beschreibung eines „Pullus(=Küken) gallinaceus monstrosus".

114. „Avis magnitudine alaudae" = ?

115. „Avis magnitudine patae et eiusdem figurae" = *Heteronetta atricapilla* (?). Diese Beschreibung wurde von S. übersehen. Er erwähnt auch kein Bild von dieser Spezies. (M.: „Entenvogel, Schnabel

schwarz und breit, Kopf ebenfalls schwarz, Brust und Bauch graubraun; Rücken, Flügel und Schwanz dunkelbraun, ebenso die Beine. Ruft ‚zip, zip' wie ein Sperling.")

116. „Avis ... tantum admonet esse speciem Curucui" = *Trogon curucui.*

117. „Manucodiata" = *Paradisaea guilielmi.* (M.: „Manucodiata oder Paradiesvogel ... Hat einen kleinen Kopf, oben etwas abgeflacht ... Der Schnabel ist kräftig ... spitz, von blaugrüner Färbung ... auf dem Kopf bis zum Schnabelansatz kurze dunkle Federn, ebenso am Unterschnabel ... an der Kehle und Halsunterseite bis zu den Wangen und Augen schwarzgrün glänzende Befiederung, ähnlich wie beim Pfau und bei der Stockente. Die hintere Kopfpartie ... ist orangegelb. Um den Hals herum ... goldgelbe Federn. Der Rücken ist ebenfalls goldgelb befiedert ... die Unterseite braun und weiß ... Die wie die Flügel braun gefärbten Schwanzfedern ragen etwas über die Flügelspitzen hinaus ... An den Seiten unter den Flügelachseln ... lange weiße Federn, die sehr elegant und dünn sind ...") Markgrafs Beschreibung trifft genau auf *Paradisaea guilielmi* zu (vgl. W. T. Cooper and J. M. Forshaw: The Birds of Paradise and Bower Birds, Sydney 1979). Schneider geht in seiner Abhandlung nicht auf diese Textstelle ein. Kein Bild vorhanden.

118. „... alia Ardeae species ..." = ***Casmerodius albus egretta.***

Vogelarten, die von A. Schneider auf den Ölbildern von A. v. Eeckhout sowie auf den Aquarellen von F. Post und Z. Wagner festgestellt wurden, aber nicht in G. Markgrafs Beschreibungen vorkommen (Familiennamen nach Wolters 1982).

Von Schneider verwendeter Name	**Heute gültiger Name** (nach Wolters 1982; Abweichungen von A. Ruschi 1979 wurden vermerkt)
Tinamidae	
Rhynchotus r. rufescens (Temminck)	*Rhynchotus r. rufescens* (Temminck) (x)
Scolopacidae	
Calidris canutus rufus (Wilson)	*Calidris canutus rufus* (Wilson)
Charadriidae	
Charadrius collaris (Vieillot)	*Charadrius collaris* (Vieillot)
Sternidae	
Rynchops nigra intercedens (Saunders)	*Rhynchops niger intercedens* (Saunders) *Rynchops nigra intercedens* (Saunders) nach A. Ruschi (1979)
Gelochelidon nilotica aranea (Wilson)	*Gelochelidon nilotica aranea* (Wilson) Statt „Gelochelidon" schreibt A. Ruschi (1979) „Sterna'.
Hydrobatidae	
Oceanites o. oceanicus (Kuhl)	*Oceanites o. oceanicus* (Kuhl)
Procellariidae	
Procellaria aequinoctialis (L.)	*Procellaria aequinoctialis* (L.)
Fregatidae	
Fregata magnificens rothschildi (Mathews)	*Fregata magnificens rothschildi* (Mathews)
Phalacrocoracidae	
Phalacrocorax o. olivaceus (Humboldt)	*Phalacrocorax o. olivaceus* (Humboldt)
Pelecanidae	
Pelecanus rufescens (Gmelin)	*Pelecanus rufescens* (Gmelin)
Columbidae	
Oreopeleia montana (L.)	*Geotrygon montana* (L.) (x)
Starnoenas cyanocephala (L.)	*Starnoenas cyanocephala* (L.)
Columbigallina t. talpacoti (Temminck)	*Columbigallina t. talpacoti* (Temminck) *Columbina t. talpacoti* (Temminck) nach A. Ruschi (1979)

Columbigallina passerina griseola (Spix)	*Columbigallina passerina griseola* (Spix) (x) *Columbina passerina griseola* (Spix) nach A. Ruschi (1979)
Columba speciosa (Gmelin)	*Patagioenas speciosa* (Gmelin) *Columba speciosa* (Gmelin) nach A. Ruschi (1979)
Micropsittidae	
Agapornis pullaria (L.)	*Agapornis pullarius* (L.) *Agapornis pullaria* (L.) nach Cooper und Forshaw (1981)
Psittacidae	
Ara maracana (Vieillot)	*Ara maracana* (Vieillot) (x)
Psittacus erithacus (L.)	*Psittacus erithacus* (L.)
Strigidae	
Glaucidium brasilianum (Gmelin)	*Glaucidium brasilianum* (Gmelin) (x)
Accipitridae	
Gampsonyx s. swainsonii (Vigors)	*Gampsonyx s. swainsonii* (Vigors)
Elanoides forficatus yetapa (Vieillot)	*Elanoides forficatus yetapa* (Vieillot)
Parabuteo u. unicinctus (Temminck)	*Parabuteo u. unicinctus* (Temminck)
Buteo magnirostris nattereri (Sclater u. Salvin)	*Rupornis magnirostris nattereri* (Sclater u. Salvin) *Buteo magnirostris nattereri* (Sclater u. Salvin) nach A. Ruschi (1979)
Cathartidae	
Cathartes aura ruficollis (Spix)	*Cathartes aura ruficollis* (Spix) (x)
Threskiornithidae	
Plegadis guarauna (L.)	*Plegadis chihi* (Vieillot)
Phoenicopteridae	
Phoenicopterus ruber antiquorum (Temminck)	*Phoenicopterus ruber roseus* (Pallas)
Anatidae	
Dendrocygna autumnalis discolor (Sclater u. Salvin)	*Dendrocygna autumnalis discolor* (Sclater u. Salvin)
Dendrocygna viduata (L.)	*Dendrocygna viduata* (L.)
Cracidae	
Ortalis araucuan araucuan (Spix)	*Ortalis motmot araucuan* (Spix) *Ortalis guttata araucuan* (Spix) nach A. Ruschi (1979)
Caprimulgidae	
Chordeiles a. acutipennis (Boddaert)	*Chordeiles a. acutipennis* (Hermann)
Stenopsis cayanensis (Boddaert)	*Systellura cayennensis* (Gmelin) *Caprimulgus cayennensis* (Gmelin) nach A. Ruschi (1979)
Trogonidae	
Trogon collaris (Vieillot) Ich nehme an, daß es sich hier um *Trogon collaris eytoni* (Frazer) handelt, der nach Ruschi (1979) an der Atlantikküste von Bahia bis Rio vorkommt, während *T. c. collaris* (Vieillot) im Amazonasgebiet anzutreffen ist.	*Trogonurus collaris* (Vieillot) *Trogon collaris* (Vieillot) nach A. Ruschi (1979)
Ramphastidae	
Ramphastos ariel (Vigors)	*Ramphastos vitellinus ariel* (Vigors) (x)

Picidae

Ceophloeus l. lineatus (L.) Nach Ruschi (1979) kommt in NO-Brasilien nicht *Ceophloeus* (= *Dryocopus*) *l. lineatus* [L.], sondern *Dryocopus l. improcerus* (Bangs u. Penard) vor (zwischen Paraiba und Bahia).	*Ceophloeus l. lineatus* (L.) *Dryocopus l. lineatus* (L.) nach A. Ruschi (1979)

Cotingidae

Xipholena atro-purpurea (Wied)	*Xipholena atropurpurea* (Wied)

Tyrannidae

Myiozetetes c. cayanensis (L.)	*Myiozetetes c. cayanensis* (L.)

Formicariidae

Taraba major stagurus (Lichtenstein)	*Taraba major stagurus* (Lichtenstein)
Thamnophilus palliatus (Lichtenstein)	*Thamnophilus palliatus* (Lichtenstein)

Icteridae

Molothrus bonariensis (Gmelin)	*Cyrtotes bonariensis* (Gmelin) *Molothrus bonariensis* (Gmelin) nach A. Ruschi (1979)
Icterus cayanensis tibialis (Swainson)	*Pendulinus cayanensis tibialis* (Swainson) *Icterus cayanensis tibialis* (Swainson) nach A. Ruschi (1979)
Agelaius cyanopus (Vieillot)	*Agelaius cyanopus* (Vieillot)

Thraupidae

Saltator maximus (P. L. S. Müller)	*Saltator maximus* (P. L. S. Müller)
Thraupis p. palmarum (Wied)	*Thraupis p. palmarum* (Wied)
Tachyphonus rufus (Boddaert)	*Tachyphonus rufus* (Boddaert)

Muscicapidae

Turdus rufiventris junensis (Cory)	*Planesticus rufiventris juensis* (Cory) *Turdus rufiventris juensis* (Cory) nach A. Ruschi (1979)

Troglodytidae

Troglodytes m. musculus (Naumann)	*Troglodytes aedon musculus* (Naumann)

Von den bisher genannten Vogelarten wurden folgende nicht in Brasilien beobachtet:

Oceanites o. oceanicus (Kuhl): Schneider schreibt, daß diese und die folgende Spezies wahrscheinlich auf hoher See erbeutet wurden.

Procellaria aequinoctialis (L.): siehe oben.

Pelecanus rufescens (Gmelin): Verbreitungsgebiet: Aethiopis (Wolters 1982)

Starnoenas cyanocephala (L.): Kommt auf Kuba vor.

Treron saothomae (Gmelin): Markgraf berichtet, daß er diese Taube von der Insel St. Thomé (vor der Küste Gabuns) erhalten habe.

Agapornis pullaria (L.): Als Verbreitungsgebiet geben Cooper und Forshaw (1981) „central and central-western Africa" an.

Psittacus erithacus (L.): „Central Africa from Gulf of Guinea Islands and the west coast east to western Kenya and northwestern Tanzania . . ." (Cooper u. Forshaw 1981).

Phoenicopterus ruber roseus (Pallas): Verbreitungsgebiet: S-Europa, Afrika, NW-Indien etc.

Numida meleagris galeata (Pallas): Markgraf erhielt dieses Perlhuhn von der Insel Majo (Kapverden).

Guttera pucherani verreauxi (Elliot): Das von Markgraf beschriebene Haubenperlhuhn stammt nach seiner Aussage von der Westküste Afrikas (Sierra Leone). Nach E. K. Urban (The Birds of Africa, vol. 2, London 1986) erstreckt sich das westafrikanische Verbreitungsgebiet von *G. p. verreauxi* von Guinea bis nach Nigeria.

Paradisaea apoda (L.): Verbreitungsgebiet (nach Cooper u. Forshaw: Birds of Paradise and Bower Birds, Sydney 1979): SW-Neuguinea und Aru-Inseln.

Paradisaea guilielmi (Cabanis): Diese Spezies ist in SO-Neuguinea (Huon-Halbinsel) beheimatet (nach Cooper u. Forshaw 1979).

Literatur

Boogaart, E. van den ed. (1979): Johan Maurits van Nassau-Siegen (1604—1679). A Humanist Prince in Europe and Brazil. — The Hague.
Borba de Moraes, R. (1983): Bibliographia Brasiliana (2 Bde.). — Rio de Janeiro.
Cooper, W. T. & J. M. Forshaw (1981): Parrots of the world. — London.
Dunning, J. S. (1982): South American land birds. — Newton Square.
Frisch, J. D. (1981): Aves brasileiras (vol. 1). — São Paulo.
Hellmayr, Charles E. (1929): A contribution to the ornithology of Northeastern Brazil. — Chicago.
Hilty, S. L. & W. L. Brown (1986): A guide to the birds of Colombia. — Princeton, New Jersey.
Isler, M. L. & P. R. Isler (1987): The Tanagers (natural history, distribution and identification). — Oxford.
Koppel, S. (1986): Brasilien-Bibliothek der Robert-Bosch-GmbH. Katalog Bd. I. Mit einer Einleitung von Prof. Dr. Hanno Beck. — Stuttgart.
Meyer de Schauensee, R. (1966): The species of birds of South America and their distribution. — Narberth, Pennsylvania.
—, & W. H. Phelps (1978): A guide to the birds of Venezuela. — Princeton, New Jersey.
Laet, J. de (1648): Historia Naturalis Brasiliae . . . Lugdun. Batavorum et Amstelodami 1648, p. 190—220: Georgi Marcgravi Historiae Naturalis Brasiliae Liber Quintus, Qui agit de Avibus.
Nørgaard-Olesen, E. (1974): Tanagers (2 vol.). — Skibby.
Ripley, S. D. (1984): Rails of the world (a monograph of the family Rallidae). — Washington, D.C.
Ruschi, A. (1979): Aves do Brasil. — São Paulo.
— (1982): Beija-flores do Estado do Espirito Santo. — São Paulo.
Schneider, A. (1938): Die Vogelbilder zur Historia Naturalis Brasiliae des Georg Marcgrave. — Journal für Orn. 86, Heft 1, S. 74—106.
Sick, H. (1985): Ornithologia Brasileira (2 Bde.). — Brasilia.
Snow, D. (1982): The Cotingas (bellbirds, umbrellabirds and their allies). — Oxford.
Wied-Neuwied, Maximilian Prinz zu (1825—1833): Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien (4 Bde. und Atlas). — Weimar.
Wolters, H. E. (1982): Die Vogelarten der Erde. — Hamburg.

Andreas Herrmann, Humboldtstraße 46, 4800 Bielefeld.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 197—204	Bonn, Dezember 1989

Der Goldschakal, *Canis aureus* (Linnaeus 1758), in Österreich (Mammalia austriaca 17)*

Maria Hoi-Leitner & Erhard Kraus

Abstract. First records of *Canis aureus* in Austria are given. The controversy over the identity of the so-called "reed-wolf", the origin of the golden jackal and the recent expansion in the Balkans as well as the taxonomic status are discussed.

Key words. *Canis aureus*, "reed-wolf"-problem, fossil material, expansion.

Einleitung

In den Jahren 1987 bis 1989 wurden Zufallsfunde vom Goldschakal aus Österreich bekannt. Ob es sich dabei um ein erstmaliges Auftreten der Art im Bundesgebiet oder um eine Wiedereinwanderung handelt, steht mit der Beurteilung der artlichen Zugehörigkeit des „Rohrwolfs", der ja oft auch als Schakal gedeutet wurde, in engem Zusammenhang.

Das Rohrwolf-Problem

Wohl die rätselhafteste Säugetierart des pannonischen Schrifttums des 19. Jahrhunderts war der „nady farkas = Rohrwolf". 1756 erstmals von Kramer als kleinere Varietät von *Canis lupus* beschrieben und in der Folge vielfach diskutiert, fand er durch Fitzinger (1832), Rothe (1975), Jeitteles (1876), Tschudi (1878) und Mojsisovics (1897) auch in das österreichische faunistische Schrifttum Eingang. Die Annahme, dieser „Rohrwolf" habe auch in den „Sümpfen" des Neusiedler Sees gelebt, findet sich in zusammenfassenden Darstellungen bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts (Rebel 1933, Sauerzopf 1954, Wettstein 1955). Es werden jedoch nirgends Belege oder exakte Hinweise auf Vorkommen in Österreich erwähnt. Obwohl es zeitweise an Bemühungen um Aufklärung nicht gefehlt hat, sind die spärlichen Hinweise (F. Romwalter in Hufnagel 1952 und Bauer 1960, Smuk 1954) doch zu vage und widersprüchlich, um weiterzuhelfen.

Die Debatte um die artliche Identität des Rohrwolfs läßt sich anfänglich vor allem durch die ungarische Literatur verfolgen. Ehik (1937/38, 1939) und Szunyoghy (1957, 1959), aber auch Kretzoi (1947), Smuk (1954) und Aumüller (1955) vermuteten im Schakal den Rohrwolf unserer Vorfahren. Im Gegensatz dazu unterschied Nagy (1956) zwischen Schakal und Rohrwolf. Letzterer wurde auf Grund einer Abbildung und mündlicher Berichte über eine kleinwüchsige Wolfform in der Ungarischen Tiefebene als kleine Rasse von *Canis lupus* angesehen.

Zu einem vorläufigen Schluß in der Rohrwolf-Diskussion kam Bauer (1960), der die bis dahin vorliegenden Meldungen als unzureichend dokumentiert betrachtete und die Art vorderhand wieder aus der österreichischen Faunenliste strich. Er hielt dennoch das gelegentliche Auftreten eines Schakals in Anlehnung an Atanassovs Hinweis (1953), daß einzelne Stücke, vor allem alte Männchen, über die normalen Arealgrenzen hinaus nach Norden wandern, für nicht ausgeschlossen.

---

* Teilbeitrag zu dem vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanzierten Projekt „Säugetierfauna Österreichs".

Seither zugänglich gewordene Bestände und Archivalien der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums bestätigen die Ansicht, beim Rohrwolf habe es sich nicht um einen Schakal gehandelt. L. H. Jeitteles, einem frühen Pionier der Archäologischen Zoologie, sind folgende aufschlußreiche Belege zu verdanken:

1. eine vom bekannten Tiermaler und Illustrator T. F. Zimmermann 1871 für Jeitteles angefertigte (noch gut erhaltene) Aquarellskizze eines im Tiergarten Schönbrunn lebenden, 1866 bei St. Gotthardt/Szentgotthard im Komitat Vas östlich der heutigen Staatsgrenze gefangenen „Rohrwolfes";
2. Schädel und Skelett (NMW LJ C.4678) eines auf seine Bemühungen hin lebend aus der südungarischen Stadt Kalocsa/Kom. Bacs-Kiskun erhaltenen „echten Rohrwolfes" (vgl. Jeitteles 1876), den er mit seiner osteologischen Sammlung dem Museum hinterließ;
3. Meßlisten und Notizen über einen 1875 bei Wolfsthal östlich Hainburg an der Donau/Niederösterreich erlegten „Rohrwolf", über den Baron von Walterskirchen (1875) berichtet hatte.

Von diesen drei Stücken kann das erste, in Gefangenschaft aufgewachsene nur als graziler Wolf gedeutet werden. Um *Canis lupus* handelt es sich auch bei dem Belegexemplar aus Kalocsa. Der Schädel hat bei einem Alter von 6 Monaten (und evtl. durch das Heranwachsen in Gefangenschaft etwas in der Entwicklung gehemmt) seine endgültige Größe noch nicht erreicht, doch schließt schon das großen Karpatenwölfen entsprechende Gebiß jede andere Deutung aus. Als Haushund (diese Vermutung wurde bereits von Baron Walterskirchen angedeutet) dagegen kann zweifellos der „Rohrwolf" aus Wolfsthal bestätigt werden.

Ähnlich vage wurde lange ein anderer wildernder Hund, der als „Rohrwolf von Enghagen" (bei Enns/Oberösterreich) bekannt geworden war (Kerschner 1959), beurteilt. Nicht grundsätzlich besser steht es gegenwärtig. Das Stück von Lichtenwörth, das uns zur weiteren Nachforschung anregte, war allerdings mit Hilfe einer alten Ausgabe von Brehms Tierleben richtig als Goldschakal identifiziert worden. Der Rüde von Ziernreith aber galt, wie die Eigentümer erzählen, noch nach der Besichtigung durch „mindestens 100 Jäger" als Wolf (die starke und unregelmäßige Gebißabkauung wurde als Milchgebiß gedeutet und zur Erklärung des zu niedrigen Gewichtes herangezogen). Der Schakal von Tobisegg schließlich wurde zunächst als Marderhund verdächtigt.

Wie der Nachweis eines historischen Schakalvorkommens steht auch der Beweis eines prähistorischen Auftretens in Österreich aus. Ein von einer neolithischen Fundstätte aus Bernhardstal/PB Mistelbach (nordöstl. Niederösterreich) stammendes, von dem Kynologen E. Hauck als Schakal determiniertes Canidenskelett, erwies sich bei nachträglicher Prüfung als *Canis lupus* f. *familiaris* (Bauer & Ruttkay 1974).

Zu streichen sind schließlich auch noch Hinweise auf ein pleistozänes Vorkommen. Zwar nannte Freudenberg (1908, 1914) die Art für die pleistozäne Fauna von Hundsheim in Niederösterreich, doch erwiesen sich die auf den Schakal bezogenen Reste bei der Revision der Fauna durch Thenius (1953) als zu *Canis mosbachensis* (= *neschersensis*) gehörig.

Faunengeschichte

Pleistozäne Nachweise fehlen auch sonst in Europa. Alle vermeintlichen fossilen Schakalfunde in Ungarn (Demeter in Spassov 1989), Jugoslawien (Krystufek & Trtkovic 1989), Bulgarien (Spassov 1989) aber auch Italien (Kurten 1974) erwiesen sich entweder als falsch bestimmt oder besitzen durch das Fehlen kritischer Überprüfung kaum Beweiskraft. Fossile Schakalfunde fehlen auch in der Pleistozänfauna des Kaukasus. Die Art tritt hier erst in der frühen Bronzezeit auf (Vereshchagin 1959).

Die Annahme Spassovs (1989), der Goldschakal sei nicht vor Ende des Pleistozäns in Europa erschienen, scheint somit berechtigt. Da sich, wie Krystufek & Trtkovic (1989) feststellten, die Schakalpopulationen der Balkanhalbinsel deutlich von afrikanischen unterscheiden, kommt als Herkunftsgebiet wohl nur der Vordere Orient in Betracht.

Von den beiden möglichen Einwanderungsrouten aus dem Kaukasus durch die nördlichen Schwarzmeersteppen bzw. über eine in der späten Würmzeit bestehende, den Balkan mit Anatolien verbindende Landbrücke, gilt die letztere als wahrscheinlicher (vgl. Hosey 1982).

Gegenwärtige Ausbreitung der Art in Europa

Die Expansion des europäischen Verbreitungsareals nach Nordwesten dürfte wohl auf die vor allem auf der Balkanhalbinsel auftretende starke Zunahme der Populationsdichte (vgl. Spassov 1989) zurückzuführen sein. Die Art ist heute über ganz Bulgarien verbreitet.

In Jugoslawien hat *C. aureus* neben den bekannten Verbreitungszentren in Dalmatien und Makedonien in den letzten Jahren auch Ost-Serbien und die nördlichen pannonischen und illyrischen Teile des Landes (Abb. 1) besiedelt (Milenkovic 1987). Die Dezimierung des Wolfbestandes scheint hier ebenso wie in Bulgarien ein die Ausbreitung des Schakals begünstigender Faktor zu sein. Das Auftauchen der Art in Ost-Serbien könnte von biogeographischer Bedeutung sein, da dieses Gebiet die Population der Ungarischen Tiefebene mit jener der kontinentalen Teile Rumäniens und Bulgariens verbindet.

Zwei Goldschakal-Belege (juv. 1985, ad. 1987) aus der Riserva di Pozzuolo des Friuli bei Udine (Lapini & Perco 1988, im Druck, briefl.) dokumentieren das erste Vorkommen auch für Norditalien. In Ungarn konnte der Goldschakal nach einem Zeitraum von über 40 Jahren, aus dem es keinerlei Nachweise der Art gab, in den Jahren 1981 und 1983 wieder festgestellt werden (Demeter 1984). Es ist anzunehmen, daß es sich dabei um zwei Einwanderer aus Jugoslawien handelte. Dies gilt mit großer Wahrscheinlichkeit auch für die nun erstmals in Österreich festgestellten Goldschakale.

Dokumentation

Niederösterreich

48 55/15 30, E Ziernreith, Gem. Unterpertholz: 1 ♂ in Schwanenhals gefangen, 15. 1. 1988, Stopfpräparat mit eingebautem Schädel im Besitz der Fam. Barth (Ziernreith), Fotos des frischtoten Tieres wurden der Säugetiersammlung geschenkt.

47 48/16 19, Nordrand des Zillingdorfer Waldes, Gem. Lichtenwörth: 1 ♂ Verkehrsopfer, J. Ofner leg. 22. 12. 1988, Stopfpräparat im Besitz der Jägerrunde Lichtenwörth. Das Skelett wurde vom Präparator E. Stohwasser der Säugetiersammlung geschenkt.

47 42/16 08, SW Seebenstein, Neunkirchen: 1 indet., Fam. Inquart (Wien) beob. 9. 1. 1989. Die briefl. an E. Kraus übermittelte Beschreibung und Skizze passen gut auf *C. aureus*.

46 57/14 58, S Packsattel, Gem. Preitenegg: 1 ♂ erlegt, 12. 10. 1988, Stopfpräparat mit eingebautem Schädel im Besitz des Erlegers J. Pugl (Graz).

Steiermark

46 55/15 22, Tobisegg, Gem. St. Josef: 1 ♂ bei Treibjagd geschossen, 5. 12. 1987; Fell und Schädel im Besitz des Erlegers A. Ertl (Laßnitzhöhe). Der Säugetiersammlung wurden Fotos der Belegstücke geschenkt (Abb. 2).

Taxonomie

Färbung

Alle vier österreichischen Belegstücke zeigen in sehr lebhafter Ausbildung die für Goldschakale typische rostbraune bis goldrote Färbung sowie eine deutlich ausge-

Tabelle 1: Körpermaße österreichischer Goldschakale.

	Tobisegg	Ziernreith	Lichtenwörth	Preitenegg
Geschlecht	♂	♂	♂	♂
Gewicht (kg)	13,6	15,5	16,5	16,8
Kopf-Rumpf-Länge (mm)	980	900	940	950
Schwanzlänge (mm)	240	270	280	250
Ohrlänge (mm)	64	73	70	70
Hinterfußlänge (mm)	162	160	175	165

Tabelle 2: Schädelmaße österreichischer Goldschakale in mm.

	Tobisegg	Lichtenwörth
Condylobasallänge	157	—
Totallänge	164	—
Mediane Gaumenlänge	79,1	—
Foramen-Gaumenlänge	68,5	—
Zygomatische Breite	89,5	89,4
Rostralbreite (über Molaren)	53,3	51,9
Rostralbreite (über Canini)	30,8	28,8
Interorbitalbreite	27,1	25,4
Postorbitalbreite	30,0	27,9
Mandibellänge (Proc. cond.-Infradent.)	122,8	125,2
Maxillare Zahnreihe (CM^2)	68,2	72,8
Mandibulare Zahnreihe (CM^3)	77,8	81,9
Maxillare Backenzahnreihe (P^1M^2)	58,0	60,9
Mandibulare Backenzahnreihe (P^1M^3)	64,0	68,7
Max. Länge des P^4 (gemessen am Cingulum)	16,5	18,1
Max. Breite des P^4 (gemessen am Cingulum)	9,1	10,2
Max. Länge des M^1 (gemessen am Cingulum)	11,5	13,0
Max. Breite des M^1 (gemessen am Cingulum)	14,1	16,6
Max. Länge des M_1 (gemessen am Cingulum)	17,1	19,9
Max. Breite des M_1 (gemessen am Cingulum)	7,2	8,8

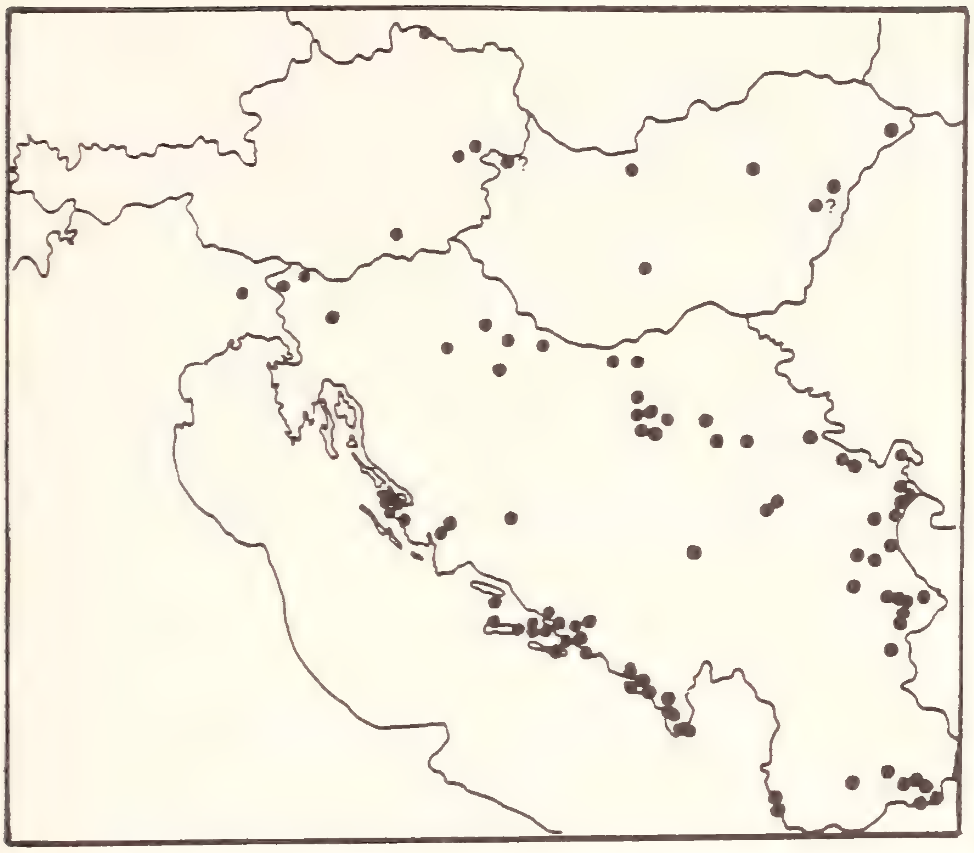


Abb. 1: Verbreitung von *Canis aureus* L. in Österreich und seinen Nachbarländern (nach Szunyoghy 1957, Demeter 1984, Milenkovic 1987, Lapini & Perco 1988, im Druck, briefl.).

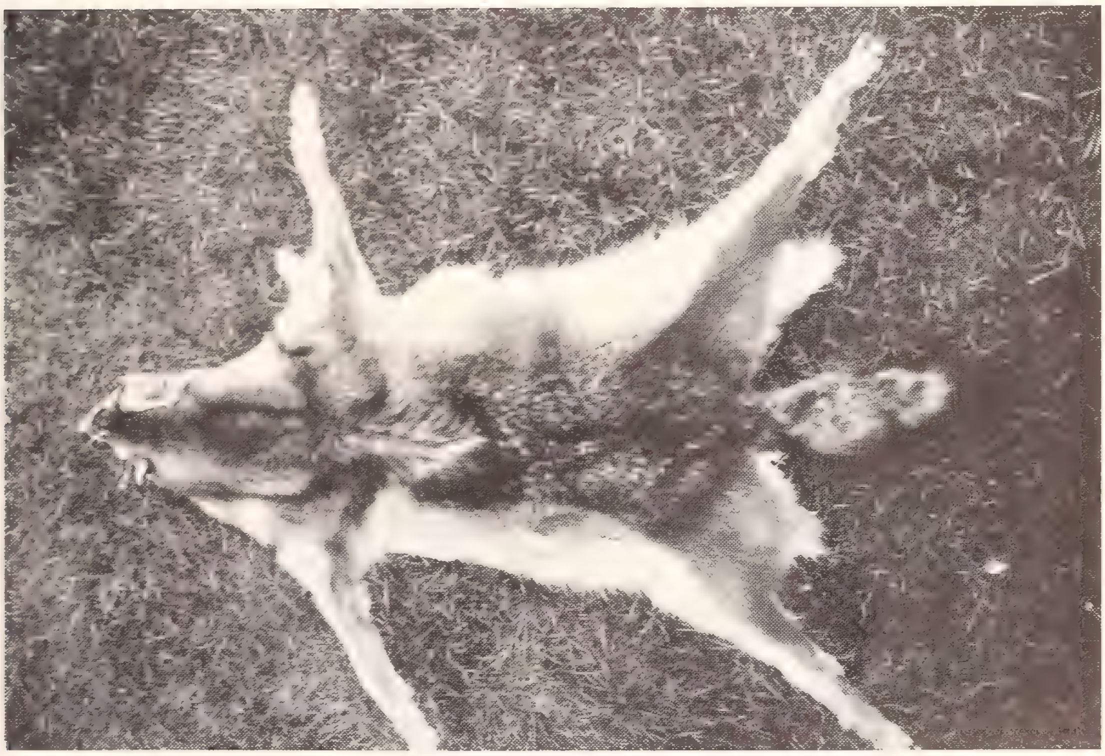


Abb. 2: Belegstück des ersten österreichischen Goldschakals (Tobisegg, Steiermark).

prägte, durch schwarze Grannenhaare verursachte Schabracke und Schwanzspitze. Das Ziernreither Stück ist am kräftigsten rot gefärbt und wirkt bunter als vor allem das Lichtenwörther Tier, dessen Oberhaar einen goldfarbenen Schimmer zeigt. Das fuchsige Rot zieht sich über die Flanken herab, schließt die Außenpartien der Gliedmaßen und die Schwanzwurzel mit ein. Lippen, Unterteil der Wangen, Kinn, Halsunterseite, Innenseite der Ohren und Bauch, die beim steirischen und Lichtenwörther Stück grauweiß sind und sehr hell erscheinen, gehen beim Schakal aus Zirnreith ins Ockergelbliche.

Die taxonomische Stellung des europäischen Goldschakals war bereits Anlaß mehrerer Revisionen. Eine Reihe von Unterarten, wie *balcanicus* (Brusina 1892), *minor* (Mojsisovics 1897), *hungaricus* (Ehik 1937/38), *dalmatinus* (Pocock 1938), *ecsedensis* (Kretzoi 1947) wurden aus dem pannonischen Raum und von der Balkanhalbinsel beschrieben.

Wie Krystufek & Trtkovic (1989) feststellten, gibt es im europäischen Verbreitungsgebiet zwei Morphotypen des Goldschakals, die jedoch nicht den beiden in der jüngeren Literatur für dieses Gebiet angegebenen Unterarten *moreoticus* und *balcanicus* (= *hungaricus* oder *ecsedensis*) zugeschrieben werden können.

Wenn die morphologisch gut gekennzeichneten bulgarischen Schakale *moreoticus* (deren Kenntnis auf nur 1 Exemplar aus Piraeus/Griechenland beruht) genannt werden, dann sollten nach Krystufek & Trtkovic (1989) die dalmatinischen Stücke den Namen *dalmatinus* zurückerhalten. Diese den pannonischen Schakalen sehr ähnlichen dalmatinischen Tiere unterscheiden sich von den afrikanischen durch ein breiteres Rostrum sowie eine schmalere Interorbitalregion, womit eine Theorie des afrikanischen Ursprungs von *C. aureus* (Kühn 1935, Spassov 1989) nicht bestätigt wird (siehe oben).

Die Schädelmaße der österreichischen Belegstücke passen gut in die von Krystufek & Trtkovic (1989) angegebenen Variationsbreiten dalmatinischer Tiere. Eine subspezifische Zuordnung kann jedoch an Hand der wenigen Stücke noch nicht erfolgen.

Lebensraum

Alle österreichischen Funde von *Canis aureus* stammen aus ähnlichen Biotopen. Es handelt sich um relativ dichte und feuchte, jedoch kleine, in Niederungen gelegene Waldbestände, die von landwirtschaftlich genutzten Flächen umgeben und nicht weit von menschlichen Wohnstätten entfernt sind.

Danksagung

Eine Arbeit dieses Typs braucht viele Helfer. Herzlich zu danken haben wir daher: den Herren Dr. Hans Frey, Peter Schneider und Mag. Hans Kapeller für erste wichtige Hinweise; allen Eigentümern (A. Ertl, Fam. Barth, Jägerrunde Lichtenwörth, J. Pugl) für die Zurverfügungstellung ihrer Präparate zur Nachprüfung und Vermessung sowie der Übermittlung von Fotos; dem Präparator-Ehepaar Ch. und E. Stohwasser für die „Bergung” des Lichtenwörther Skelettes; der Fam. Inquart für die hervorragende Beschreibung und Skizzierung ihrer Beobachtung; Dr. Kurt Bauer für die Hilfe bei Nachforschungen, der Literaturbeschaffung und Durchsicht des Manuskriptes sowie Dr. Friederike Weiß-Spitzenberger, die ebenfalls das Manuskript kritisch las.

Zusammenfassung

Höchstwahrscheinlich aus Jugoslawien kommend, hat der Goldschakal bei seiner gegenwärtigen Expansion 1987 erstmals Österreich erreicht. Neben dem steirischen Erstnachweis konnte die Art inzwischen auch im südlichen und nordwestlichen Niederösterreich festgestellt werden. Die „Rohrwolf"-Problematik, Faunengeschichte und Taxonomie der Art werden diskutiert.

Literatur

Atanassov, N. (1953): Researches on the Jackal in Bulgaria. — News of the Zool. Inst. Bulgar. Acad. Scienc. 2: 189—273.

— (1955): The jackal (*Canis aureus* L.) in Bulgaria. — Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Sciences 8: 61—64.

Aumüller, St. (1955): Der Rohrwolf am Neusiedler See. — Bgld. Heimatbl. 17: p. 85.

Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes. — Bonn. Zool. Beitr. 11: 141—344.

— & E. Ruttkay (1974): Ein Hundeopfer der Lengyel-Kultur von Bernhardstal, Nö. — Ann. Nat. Mus. Wien 78: 13—27.

Brusina, S. (1892): Cagalj balkanski (*Canis aureus balcanicus* Brus. n. form.) iz Slavonije. — Glasnik Hrvat. Naravoslovnog drustva 7: 316—317.

Demeter, A. (1984): Recent records of rare or non-resident large carnivores in Hungary. — Vertebrata Hungarica 22: 65—71.

Ehic, J. (1937/38): Jackal or Reed-Wolf from Hungary. — Ann. Mus. Nat. Hung. 31, Budapest: 11—15.

— (1939): Was versteht man unter dem „Rohrwolf"? — Zool. Gart. 11, Leipzig: 232—238.

Fitzinger, L. J. (1832): Beiträge zur Landeskunde Österreichs unter der Enns. 1, Wien: p 303.

Freudenberg, W. (1908): Die Fauna von Hundsheim in Niederösterreich. — Jb. geol. R.-Anst. 58, Wien: 198—222.

— (1914): In: Sitzung d. math.-nat. Kl. vom 17. 12. 1953, d. österr. Akad. Nat.: 1—3.

Hosey, G. R. (1982): The Bosporus Land-Bridge and Mammal Distributions in Asia Minor and the Balkans. — Säugetierkdl. Mitt. 30: 53—62.

Hufnagel, E. (1952): Etwas vom europäischen Schakal. — Wien: 2—5.

Jeitteles, L. H. (1876): Über die Abstammung des Haushundes. — Ver. nw. Kenntn., Wien: 287—344.

Kerschner, T. (1959): Der „Rohrwolf" von Enghagen bei Enns. — Jb. öst. Arbeitskr. Wildtierforsch. 1959: 40—46.

Kretzoi, M. (1947): New Names for Mammals. — Ann. Mus. Nat. Hung. 40: 285—287.

Krystufek, B. & N. Trtkovic (1989): Variability and identity of the jackals (*Canis aureus*) of Dalmatia. — Ann. Nat. Mus. Wien (im Druck).

Kühn, W. (1935): Die dalmatinischen Schakale. — Z. Säugetierkde. 10: 144—146.

Kurten, B. (1974): A History of Coyote-like Dogs (Canidae, Mammalia). — Acta Zool. Fennica 140: 1—38.

Milenkovic, M. (1987): The distribution of the Jackal, *Canis aureus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Canidae) in Jugoslavia. — Proceedings on the Fauna of SR Serbia 4, Belgrade: 233—248.

Mojsisovics, A. (1897): Das Thierleben der österreichisch-ungarischen Tiefebenen. — Wien: 1—344.

Nagy, E. (1956): Der ausgerottete ungarische Rohrwolf (*Canis lupus*) war ein Schakal (*Canis aureus*). — Säugetierkdl. Mitt. 4: 165—167.

Pocock, R. I. (1938): The jackals of S. W. Asia and S. E. Europe. — Proc. Zool. Soc., London, 108: 37—39.

Rebel, H. (1933): Die freilebenden Säugetiere Österreichs als Prodromus einer heimischen Mammalienfauna. — Wien-Leipzig: 1—119.

Rothe, C. (1875): Die Säugetiere Niederösterreichs einschließlich der fossilen Vorkommnisse. — Wien: p. 25.

Sauerzopf, F. (1954): Liste der bisher im Burgenland aufgefundenen freilebenden Säugetiere. — Bgld. Heimatbl. 16: 8—14.
Smuk, A. (1954): *Grus grus* — Crane — in the "Hansag". — Aquila, Budapest: p 270.
Spassov, N. (1989): The position of Jackals in the *Canis* genus and life-history of the Golden Jackal (*Canis aureus* L.) in Bulgaria and on the Balkans. — Historia naturalis bulgarica 1: 44—56.
Szunyoghy, J. (1957): Systematische Revision des ungarländischen Schakals, gleichzeitig eine Bemerkung über das Rohrwolf-Problem. — Ann. Mus. nat. Hung. 8: 426—433.
— (1959): Der Rohrwolf. — Vertebrata Hungarica 1, Budapest: 73—88.
Thenius, E. (1953): Ergebnisse der Bearbeitung der altpleistozänen Caniden von Hundsheim in Niederösterreich. — Anz. math.-nat. Kl. österr. Akad. Wiss. 15, Wien: 258—259.
Tschudi von, I. I. (1878): Winckell's Handbuch für Jäger. — Leipzig p. 321.
Vereshchagin, N. K. (1959): The Mammals of the Caucasus. (Translation: Israel Program Scientific Translations, 1967).
Walterskirchen von, Baron R. Freiherr (1875): Was ist ein Rohrwolf? — Jagd-Zeitung 18, Wien: 264—269.
Wettstein, O. (1955): Mammalia in Catalogus Faunae Austriae, Wien 1—16.

Dr. Maria Hoi-Leitner, Naturhistorisches Museum Wien, Erste Zoologische Abteilung, Burgring 7, 1014 Wien. Dr. Erhard Kraus, Forschungsinstitut WWF Österreich, Ottakringer Straße 114—116, 1162 Wien.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 205—215	Bonn, Dezember 1989

Die Beute einer Hauskatze (*Felis catus*) aus 10 Jahren

Fritz Frank† & Brigitte Loos-Frank

Abstract. During 10 years, from her 5th to her 15th year, the prey of a female, sterilized domestic cat (*Felis catus*) were registered in a village near Stuttgart (Southwest Germany). During this time the cat brought home 52 birds and 430 mammals, birds comprising one eighth of the whole prey. 44 % (= 23) of the birds were house sparrows, 27 % (= 14) were great tits, 9.6 % (= 5) blue tits, 3.8 % (= 2) greenfinches. One bird each of eight more species was caught. The mammals comprised 69 % (= 297) *Microtus arvalis*, 21 % (= 91) *Arvicola terrestris*, 8.6 % (= 37) *Apodemus sylvaticus*, 0.9 % (= 4) *Clethrionomys glareolus* and 1 *Mustela nivalis*. Most of the rodents were caught in June, July, and August, the smallest numbers of birds from June to September. In the Stuttgart area *Microtus arvalis* as well as *Arvicola terrestris* caused damages every four years, but only in two of these the number of common voles caught by the cat exceeded her yearly average of 42 specimens, and in only one year exceeded the average of 9 water voles per year. While 78 % of the common voles were actually eaten by the cat, only 43 % of the field mice, often alive when brought into the house, were devoured.

Key words. Domestic cat, prey, food-spectrum, long-term observation.

Einleitung

Quantitative Untersuchungen zur Zusammensetzung der Beute von Hauskatzen (*Felis catus* L., 1758) basieren meistens auf der Analyse von Magen-, seltener auch Darminhalten oder von Kot. Nur wenige Male wurden bisher die von Katzen eingetragenen Tiere erfaßt. Bradt (1949) registrierte in Amerika während eines Zeitraumes von 1½ Jahren die sehr umfangreiche Beute einer Farm-Katze. Ward (1981) in England notierte ein Jahr lang, was zwei Geschwisterkatzen ins Haus brachten. Churcher & Lawton (1987) stellten eine Untersuchung über die Beute eines Jahres von allen 70 Katzen eines englischen Dorfes an. Beobachtungen über längere Zeiträume liegen jedoch nicht vor. Daher scheint es interessant, über die Beutetiere zu berichten, die eine Katze innerhalb von etwas mehr als 10 Jahren ins Haus trug und die von den Haltern zoologisch bestimmt werden konnten.

Material und Methoden

Die weibliche Katze wurde im Herbst 1974 als ca. 6 Wochen altes Jungtier auf einer Straße im Fränkischen gefunden und das erste halbe Jahr ausschließlich im Hause gehalten. Im Frühjahr 1975 wurde sie sterilisiert, danach konnte sie die Wohnung tagsüber nach Belieben verlassen. Das Tier war hellgrau, schwarz getigert und verhältnismäßig klein. Dosenfutter (200—250 g) wurde einmal pro Tag (abends oder in der Nacht) gereicht, oft aber nicht vollständig aufgefressen und die ad libitum bereitgestellte Milch häufig nicht getrunken.

Das Streifgebiet: schwach besiedelte Wohnstraße mit Einzelhäusern und Gärten am Rande eines Dorfes südlich von Stuttgart. Direkt angrenzend weitläufige Obstbaumwiesen, die ab Mitte Juni gemäht werden. Kleinsäuger im Gebiet: Hasen (keine Kaninchen!), Feldmaus und Schermaus, beide oft in großer Dichte, Wald- und Rötelmaus, (keine Erd- und Gelbhalsmaus), Wald- und Hausspitzmaus. Dominierende Vogelarten: Elster, Rabenkähe, Haussperling, Buchfink, Kohl- und Blaumeise, Wacholderdrossel, Amsel, Hausrotschwanz, Mönchsgrasmücke; saisonal: Rauch- und Mehlschwalbe, Rotkehlchen, Star, Gimpel.

Die Katze brachte die Beute — anscheinend immer — nach Hause und gab Laut. So konnten die Tiere Tag und Nacht, noch bevor sie gefressen wurden, nach Art, Geschlecht und ungefährem Alter (juvenil oder adult) bestimmt werden. Außerdem wurde festgehalten, ob sie lebend eingetragen, ganz, halb, mit oder ohne den Magen gefressen und ob sie wieder ausgewürgt wurden. Bei kurzzeitiger Abwesenheit der Autoren erfolgte die Bestimmung der Vögel anhand der liegengebliebenen Federn. In den wenigen Fällen, da eine einwandfreie Identifizierung anhand des Magens nicht getroffen werden konnte, wurde ein Kleinsäuger später derjenigen Art, die vorher und nachher am häufigsten eingetragen wurde, zugeordnet.

Eine nur qualitative Erfassung der Beute wurde im Jahr 1978 vorgenommen. Von Februar 1979 an, dem 5. Lebensjahr der Katze, war einer der Autoren (F. F.) ständig zu Hause und konnte den Beute-Eintrag regelmäßig überwachen. Die Katze durfte jetzt auch nachts die Wohnung verlassen. Bis Mai 1989, d. h. über einen Zeitraum von etwas mehr als 10 Jahren, mit Ausnahme von urlaubsbedingter Abwesenheit der Autoren, wurde die Beute quantitativ erfaßt. Die Beobachtungen endeten, als die Katze Ende Mai 1989 im Alter von 15½ Jahren starb.

Ergebnisse

1. Verhalten

Während die Katze beim Beutefang nie gesehen wurde, konnte gelegentlich ihr Verhalten in unmittelbarer Umgebung des Hauses beobachtet werden. Dabei fiel auf, daß sie gegenüber Amseln (*Turdus merula*) eine überraschende „Gleichgültigkeit" an den Tag legte. So lag sie beispielsweise auf dem Dach eines Autos, auf dessen Kühlerhaube sich eine Amsel niederließ. Beide beäugten sich eine Weile, dann schlief die Katze wieder ein. Im eigenen Garten befand sich zwei Jahre lang in einem niedrigen Wacholderbusch ein Amselnest. Die Brut wurde offenbar problemlos aufgezogen, da nie herumliegende Federn der Jungtiere gefunden oder ins Haus gebracht wurden. Hausspitzmäuse, die seit Jahren unter dem Erdgeschoßfenster, aus dem die Katze ins Freie gelangen konnte, zu hören sind, wurden offensichtlich völlig unbehelligt gelassen. Waldmäuse wurden sehr häufig in lebendem Zustand in die Wohnung gebracht und manche auch nach Tagen nicht getötet.

Die Katze pflegte jede heimgebrachte Beute mit auffälligem Miauen zu verkünden. Die Lautstärke war umso größer, je beliebter und größer das Beutetier war. So konnte man ohne weiteres hören, ob sie eine Feldmaus, eine Schermaus oder gar einen Vogel gebracht hatte.

Gefressen wurde bei Nagetieren der gesamte Körper inklusive Kopf. Nur der Magen blieb, säuberlich abgetrennt, liegen. Erst in den letzten Lebensjahren wurde gelegentlich der Schädel adulter Schermäuse nicht mitgefressen. Von den Vögeln blieben nur Schwung- und Schwanzfedern übrig.

2. Die Beute

Von der Beute im ersten Fangjahr der Katze ist in Erinnerung: ein junger Feldhase (*Lepus europaeus*), dessen nicht aufgefressener Hinterkörper in der Wohnung gefunden wurde, ein weiterer Junghase, den die Katze bei einem Spaziergang fing und der ihr noch unverletzt wieder abgenommen werden konnte, weiterhin zwei nestjunge Wacholderdrosseln (*Turdus pilaris*), die lebend gebracht wurden (eine konnte unversehrt ins Nest zurückgesetzt werden) und mehrere Hausspitzmäuse (*Crocidura rus-*

sula), deren vertrocknete, unangetastete Körper später unter Möbeln gefunden wurden.

Im Jahr 1978, bevor die quantitative Erfassung der Beute begann, wurden folgende Arten gefangen: Buntspecht (*Dendrocopos syriacus*), Feldlerche (*Alauda arvensis*) juv., Kohlmeise (*Parus major*), Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*), Wacholderdrossel juv., Amsel juv., Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*), juv., Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), Grünfink (*Carduelis chloris*), Buchfink (*Fringilla coelebs*), Goldammer (*Emberiza citrinella*), Heckenbraunelle (*Prunella modularis*), Haussperling (*Passer domesticus*), Hausspitzmaus, Nagetiere.

Vom Januar 1979 bis zum Mai 1989 wurden insgesamt 52 Vögel, 430 Säugetiere und 1 Eidechse gezählt. Nur dieser Zeitraum wird in den Abbildungen und Tabellen berücksichtigt.

Das Artenspektrum sowie die Anzahl der erbeuteten Tiere einer Art und deren prozentualer Anteil an der Gruppe der Vögel und Säugetiere ist in Tabelle 1 zusammengefaßt:

In Tab. 2 ist die Anzahl erbeuteter Vögel und Nagetiere in den einzelnen Monaten der 10 Jahre dargestellt. Durchschnittlich fing die Katze 42 Nagetiere pro Jahr. Oberhalb dieses Durchschnittes lagen die Jahre 1980, 1981 und 1983. Ein Jahr mit kleiner

Tabelle 1: Die von der Katze in 10 Jahren erbeuteten Vögel und Säugetiere.

	Anzahl	% aller Vögel	% aller Säuger	% gesamt
Vögel	52	—	—	10,8
Kohlmeise (*Parus major*)	14	26,9	—	2,9
Blaumeise (*Parus caeruleus*)	5	9,6	—	1,0
Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*)	1	1,9	—	0,2
Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*)	1	1,9	—	0,2
Baumpieper (*Anthus trivialis*)	1	1,9	—	0,2
Wiesenpieper (*Anthus pratensis*)	1	1,9	—	0,2
Grünfink (*Carduelis carduelis*)	2	3,8	—	0,4
Buchfink (*Fringilla coeleps*)	1	1,9	—	0,2
Goldammer (*Emberiza citrinella*)	1	1,9	—	0,2
Haussperling (*Passer domesticus*)	23	44,2	—	4,8
Feldsperling (*Passer montanus*)	1	1,9	—	0,2
Nestling (undeterminiert)	1	1,9	—	0,2
Säugetiere	430	—		89,2
Feldmaus (*Microtus arvalis*)	297	—	69,1	61,6
Schermaus (*Arvicola terrestris*)	91	—	21,2	18,9
Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*)	37	—	8,6	7,7
Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*)	4	—	0,9	0,8
Mauswiesel (*Mustela nivalis*)	1	—	0,2	0,2
Gesamt	482			

Tabelle 2: Beute einer Hauskatze von 1979—1988. Ausgelassen sind ein Mauswiesel und eine möglicherweise zweimal gefangene Zauneidechse. [N = Nagetiere, V = Vögel, Σ = Summe, M = Monatsdurchschnitt, — = Abwesenheit der Autoren von 2—3 Wochen, ( ) = Abwesenheit der Autoren reichte über Monatsgrenze hinaus.]

		1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	Σ	M
Januar	N	0	5	1	0	3	1	0	2	0	(0)	0	12	1,1
	V	1	0	1	1	1	0	1	0	0	(0)	0	5	0,45
Februar	N	4	14	(5)	3	0	2	2	0	0	0	0	30	2,7
	V	0	1	(0)	1	1	0	4	0	0	0	0	7	0,6
März	N	3	8	(3)	4	6	2	—	9	0	(2)	0	37	3,7
	V	4	0	(1)	0	1	0	—	0	0	(0)	0	6	0,5
April	N	2	8	1	5	3	3	1	3	5	7	7	45	4,1
	V	1	2	0	1	0	2	1	0	1	1	0	9	0,8
Mai	N	4	6	2	6	4	1	0	1	0	10		34	3,4
	V	2	2	0	1	1	0	0	0	0	0		6	0,6
Juni	N	3	0	5	6	14	5	3	2	0	11		49	4,9
	V	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0		3	0,3
Juli	N	3	4	18	9	(12)	(5)	9	6	9	0		75	7,5
	V	0	0	0	0	(0)	(0)	0	0	1	0		1	0,1
August	N	(1)	(5)	14	3	(8)	5	11	3	10	0		60	6,0
	V	(0)	(0)	0	0	(1)	0	0	0	0	0		1	0,1
Sept.	N	3	(9)	6	—	4	4	—	(1)	2	0		29	3,6
	V	0	(0)	0	—	1	0	—	(0)	0	0		1	0,1
Oktober	N	2	10	4	3	5	2	0	1	7	0		34	3,4
	V	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0		4	0,4
Nov.	N	5	1	2	0	3	1	1	0	0	0		13	1,3
	V	2	3	2	1	0	0	0	0	0	0		8	0,8
Dezemb.	N	0	5	1	(0)	2	0	1	0	(1)	1		11	1,1
	V	0	0	0	(0)	1	0	0	0	(0)	1		2	0,2
Σ	N	30	75	62	39	64	31	28	28	34	31	7	429	
Σ	V	14	8	7	5	7	2	6	0	2	2		52	

Zahl von Nagetieren und zugleich den meisten Vögeln war 1979. Wenig Nagetiere und gar keine Vögel wurden 1986 gefangen.

In Abb. 1 und 2 sind die pro Monat gefangenen Nagetiere und Vögel noch einmal graphisch dargestellt. Ein Maximum an erbeuteten Nagern im Sommer fällt zusammen mit einem Minimum an Vögeln.

In Abb. 3 sind die monatlich gefangenen Vogelarten dargestellt. Die Katze fing in 10 Jahren durchschnittlich 2 Haussperlinge pro Monat und nur im August nie einen. Dagegen drängte sich der Fang von Kohlmeisen unter Auslassung des Dezembers auf die Winter- und Frühjahrsmonate zusammen, und auch Blaumeisen wurden nur im Januar, Februar und April gefangen. Vögel wurden also nur zu Zeiten erbeutet, da keine Jungtiere flügge sind (Januar bis Mai und Oktober/November). Die 5 Blaumeisen aus den Monaten Januar, Februar und April waren ohne Ausnahme am Abend, lange nach Einbruch der Dunkelheit, ins Haus gebracht worden und müssen von der Katze immer aus ein und derselben ihr bekannten Nisthöhle geholt worden sein, da sie jedesmal schon wenige Minuten nach dem Verlassen der Wohnung mit ihnen zurückkam.

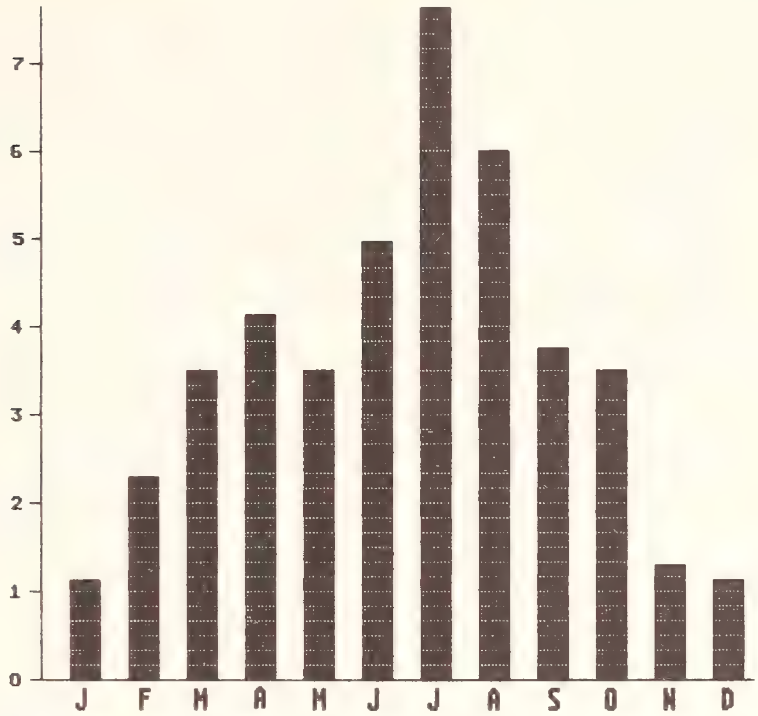


Abb. 1: Durchschnittliche Anzahl der von der Hauskatze monatlich gefangenen Nagetiere.

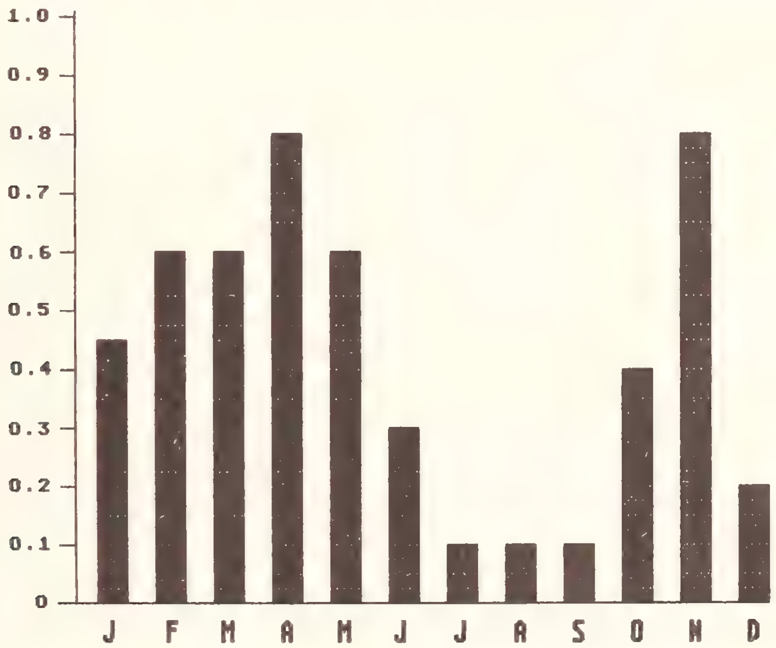


Abb. 2: Durchschnittliche Anzahl der von der Hauskatze monatlich gefangenen Vögel.

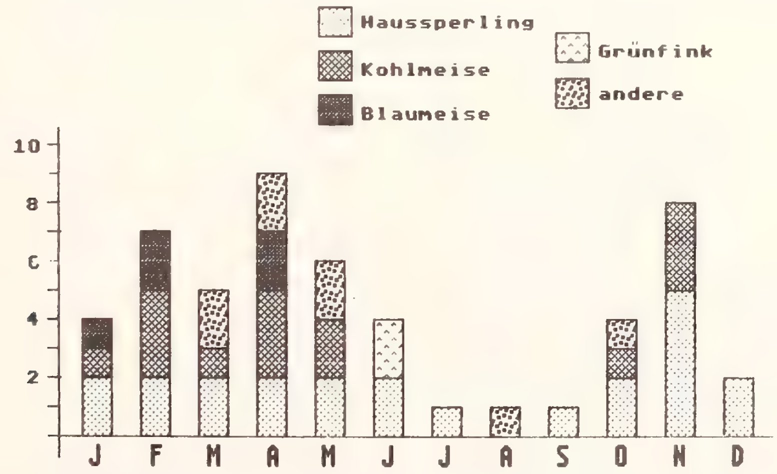


Abb. 3: Monatliche Verteilung der von der Hauskatze gefangenen Vögel.

Abb. 4 zeigt die monatlich erbeuteten Nagetiere ohne die wenigen Rötelmäuse. Bei den Feldmäusen zeigen sich Maxima im April, Juli und Oktober. Wie aus Abb. 5 ersichtlich, sind an den Fängen der ersten beiden Maxima Jungtiere beteiligt. Sie stellen im Juli die Hälfte aller altersdeterminierten Feldmäuse. Im Oktober scheinen dagegen nur wenige Juvenile gefangen worden zu sein. Bei den Schermäusen steigt die Menge von Mai bis Juli an und noch einmal in geringerem Maße von August bis Oktober. Hier aber nehmen die gefangenen Jungtiere nur im Juni und Juli einen hohen Anteil der Beute ein (Abb. 6).

In Tab. 3 sind die Nagetiere aus 10 Jahren nach Arten aufgeschlüsselt und die Durchschnittswerte pro Jahr angegeben. Die geringste Streuung zeigen die Fänge von Feldmäusen. Das Jahr 1982 liegt mit 18 Feldmäusen unter, 1980 mit 56 weit über dem Durchschnitt. Dagegen variieren die Schermaus- und die Waldmausfänge stark

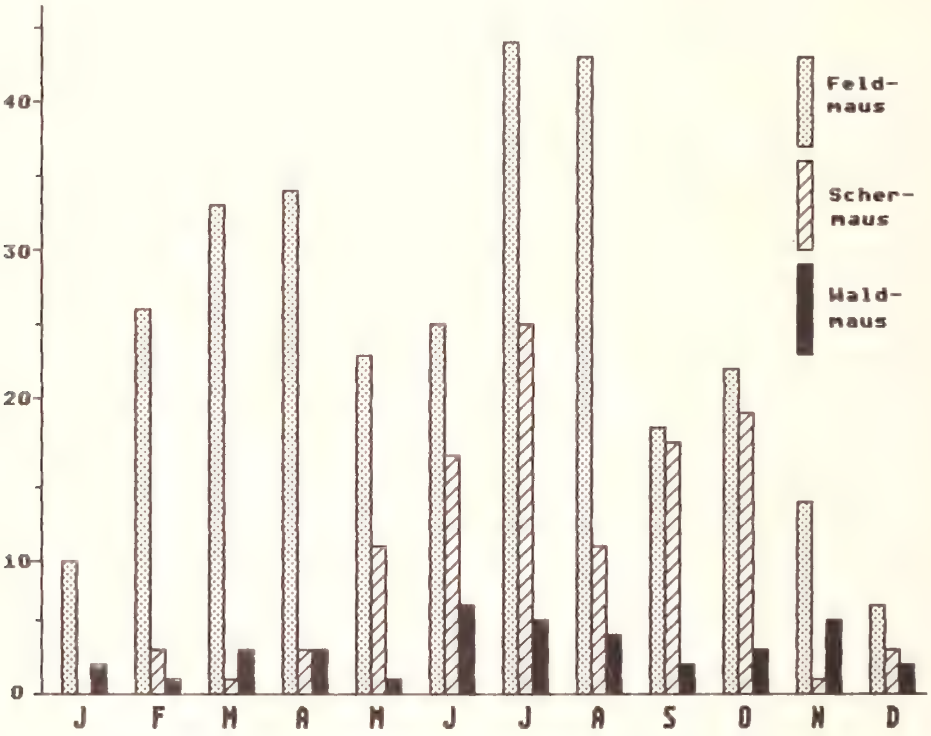


Abb. 4: Monatliche Verteilung der von der Hauskatze gefangenen Nagetiere.

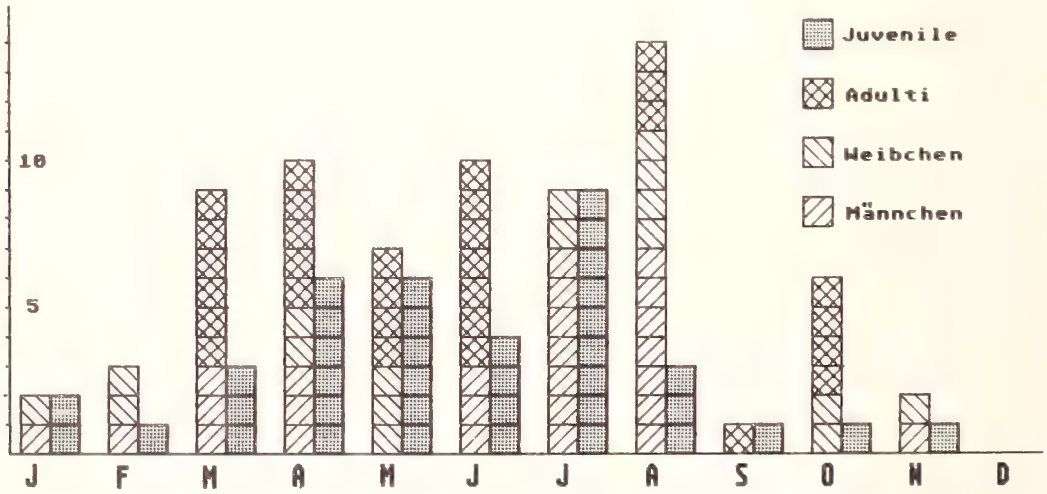


Abb. 5: Monatliche Verteilung der von der Hauskatze gefangenen und alters-determinierten Feldmäuse (*Microtus arvalis*).

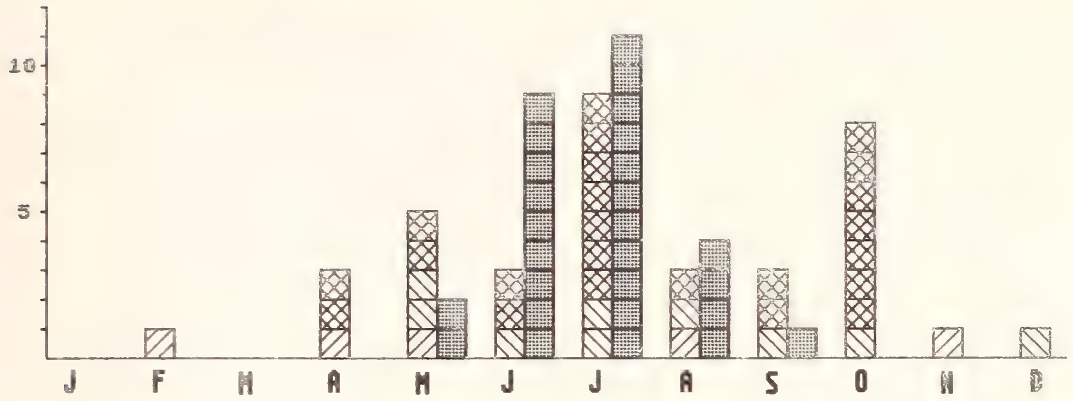


Abb. 6: Monatliche Verteilung der von der Hauskatze gefangenen und alters-determinierten Schermäuse (*Arvicola terrestris*).

Tabelle 3: Anzahl der erbeuteten Nagetiere pro Jahr. M = durchschnittliche Anzahl/Jahr [* = Jahre, aus denen im Reg.-Bezirk Stuttgart Schäden durch die jeweilige Art hervorgerufen wurden.]

	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	M
Feldmaus	25	56*	23	18	38*	30	28*	24	25	23*	29
Schermaus	2	12	33*	20	3	0	0*	4	8*	7*	9
Waldmaus	3	6	5	1	20	1	1	0	0	1	3,8
Rötelmaus	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0,4

Tabelle 4: Anzahl gefangener Nagetiere, deren Geschlecht und Alter erfaßt wurde.

	Gesamt	juvenil	adult	Geschlecht erfaßt bei: ♂ ♀
Feldmaus	110	37	73	26 + 17 = 43
Schermaus	62	27	35	5 + 9 = 14
Waldmaus	16	5	11	7 + 2 = 9
	188	69	119	

innerhalb der 10 Jahre. Mit Sternchen sind diejenigen Jahre markiert, in denen laut Auskunft des Pflanzenschutzdienstes im Regierungspräsidium Stuttgart Schäden durch Feld- und Schermäuse zu verzeichnen waren. Mit diesen amtlich angegebenen Schadjahren stimmen die Zahlen der von der Katze erbeuteten Feldmäuse nur 1980 und 1983 überein, während sie 1985 und 1988 sogar weniger als den Zehnjahresdurchschnitt fing. Bei den Schermäusen fällt nur das Jahr 1981 mit der Angabe „Schadjahr" deutlich zusammen. 1985 wurden zwar Schäden in Obstbaumgebieten festgestellt, von der Katze aber keine Schermäuse eingetragen. Auch die Fangzahlen der Schermaus-Schadjahre 1987 und 1988 liegen unter dem Durchschnitt.

Das Geschlecht konnte nur bei einem Bruchteil der Nagetiere, das Alter, unterteilt in juvenil und adult, bei einer etwas größeren Anzahl festgestellt werden (Tab. 4). Soweit überhaupt eine Aussage möglich ist, waren weniger als die Hälfte der altersdeterminierten Nager Jungtiere. Über das Verhältnis von Männchen zu Weibchen können die niedrigen Zahlen der Scher- und Waldmäuse keine Auskunft geben, bei den Feldmäusen scheinen die erbeuteten Männchen zu überwiegen.

Tabelle 5: Behandlung der ins Haus gebrachten Nagetiere durch die Katze. In Klammern die prozentualen Anteile an der Gesamtzahl der Beutetiere der jeweiligen Art.

	lebend eingetragen	ganz gefressen	Magen übrig-gelassen	nicht oder halb gefressen	ausge-würgt
Feldmaus	2 (0,7)	40 (13)	254 (65)	3 (1)	16 (5)
Schermaus	0 (0)	8 (9)	51 (56)	3 (3)	2 (2)
Waldmaus	9 (24)	10 (27)	6 (16)	6 (16)	1 (3)

353 Angaben darüber, wie die Katze die Mäuse ins Haus brachte, ob diese und welche Teile gefressen oder ob sie ausgewürgt wurden, liegen vor (Tab. 5). Die Waldmaus nimmt gegenüber der Gruppe der Feld- und Schermäuse eine Sonderstellung ein, die statistisch im Vierfelder-χ^2-Test abgesichert werden kann: 24 % der Waldmäuse wurden lebend eingetragen, aber nur 1 % der Feldmäuse und gar keine Schermäuse ($\chi^2 < 0.001 = 76$). Nur 43 % aller Waldmäuse (mit oder ohne Magen) wurden aufgefressen, aber 75 % der Feld- und Schermäuse ($\chi^2 < 0.001 = 18$) und umgekehrt natürlich wurden mehr Waldmäuse nicht oder nur halb gefressen als Feld- und Schermäuse ($\chi^2 < 0.001 = 24$). Der Magen von Waldmäusen blieb seltener übrig als bei den beiden anderen Arten ($\chi^2 < 0.001 = 67$).

Zwei parasitologisch interessante Tatsachen seien noch am Rande erwähnt. Die durch Kleinnager regelmäßig erworbenen Infektionen mit dem Bandwurm *Taenia taeniaeformis* traten bis zum Lebensende der Katze immer wieder auf (sie wurden wenigstens 1mal pro Jahr, oft häufiger, mit Anthelminthica abgetrieben). Dies ist insofern bemerkenswert, als andere Taenien-Arten eine lang anhaltende Immunität auslösen und experimentelle Neu-Infektionen zumindest sehr erschweren. — Auch hatte die Katze als sterilisiertes Tier offenbar so wenig körperlichen Kontakt mit anderen Artgenossen, daß sie ihr Leben lang frei von solchen Ektoparasiten war, die von Tier zu Tier übertragen werden.

Diskussion

Die hier vorgestellten Ergebnisse liefern zum ersten Mal aus einem vieljährigen Zeitraum Art und Anzahl der von einer individuellen Katze gefangenen Beutetiere. Selbstverständlich können diese Ergebnisse trotz der langen Beobachtungsphase nicht als Norm angesehen werden, da sich wahrscheinlich eine Vielfalt von Faktoren auf Zusammensetzung und Umfang der Beute auswirken, so z. B. das Biotop, zu dem eine Katze Zugang hat; ihr Alter; ihr individuelles Verhalten; Tag-, Nacht- oder Jahreszeiten, in denen ihr Auslauf gewährt wird; ihr Geschlecht und möglicherweise die Tatsache, ob das Tier sterilisiert oder kastriert ist oder ob eine Katze Junge hat.

Mehrere solcher Parameter werden in der umfangreichen Untersuchung von Churcher & Lawton (1987) berücksichtigt, die auf allen 70 Katzen eines Dorfes in England basiert. Die Autoren stellen eine Abhängigkeit der Fangzahlen vom Alter und Geschlecht sowie von der Entfernung zu unbebautem Gebiet fest. Sie erhalten auch Hinweise dafür, daß sich Katzendichte und Wetter auf das Beutemachen auswirken.

Uneingeschränkt kann gesagt werden, daß Erfassungen, die an lebenden Katzen gewonnen werden, aufschlußreicher sind als solche, die aus Mageninhaltsuntersuchungen resultieren. Auf deren methodische und statistische Fehlerquellen haben Holldack & Gerss (1985) hingewiesen: die Artbestimmung der Beutetiere ist oft ungenügend, der Zeitpunkt des Todes ist nicht bekannt, und die postmortal auf den Mageninhalt einwirkende Verdauung kann zu falsch-negativen Ergebnissen führen. Außerdem ist der Stichprobenumfang immer bei weitem zu klein, als daß sich die Ergebnisse verallgemeinern ließen.

Die im vorliegenden Beispiel beschriebene Hauskatze hat innerhalb von 10 Jahren mehr als 500 Wirbeltiere gefangen (aus einer Summe von etwa 3½ Monaten urlaubsbedingter Abwesenheit der Autoren liegen keine Zahlen vor). Das sind fast 50 Tiere pro Jahr. Damit verglichen sind die 16 Beutetiere/Katze/Jahr (1090 registrierte Fänge von 70 Katzen in einem Jahr), die Churcher & Lawton ermittelten, und die 60 von 2 Katzen heimgebrachten Wirbeltiere, über die Ward berichtet, auffällig gering und sicherlich ein Zeichen dafür, daß es sehr darauf ankommt, Katzen auszuwählen, die mit großer Zuverlässigkeit die gefangenen Tiere nach Hause bringen, wie es die unsere tat. Daß diese dennoch keine große Fängerin war, zeigen die Ergebnisse von Bradt (1949). Die von ihm beobachtete Katze trug in einem Zeitraum von 18 Monaten über 1660 Warmblüter, d. h. 1106 pro Jahr ein. Das sind 92 Tiere pro Monat (wobei der Autor annimmt, daß wahrscheinlich nur knapp die Hälfte aller erbeuteten Tiere nach Hause gebracht wurden), während unsere Katze nur auf einen Monatsdurchschnitt von 4 Tieren kam.

Der Anteil, den Vögel an der Gesamtbeute stellen, hängt sicher nicht nur vom Geschick einer Katze, sondern auch vom jeweiligen Biotop ab. Bei Bradt sind nur knapp 4 % aller Beutetiere Vögel, bei Ward 22 %, bei Churcher & Lawton 28 %. Im vorliegenden Beispiel waren es 12 % aller eingetragenen Tiere. Von den insgesamt 35 Vogelarten, die im Gebiet vorkommen, wurden während der 10 Jahre quantitativer Erfassung 11 Arten von der Katze gefangen, 7 davon in nur einem Exemplar. Ähnlich wie bei Churcher & Lawton und, soweit die niedrigen Zahlen eine Aussage zulassen, auch bei Ward, waren fast die Hälfte aller eingetragenen Vögel Sperlinge. Auffällig ist, daß während des Beobachtungszeitraumes keine und in den 4 Jahren vorher außerordenlich wenige Amseln erbeutet wurden. Dies widerspricht den Angaben einer Katzenhalterin, die von „regelmäßigem Amselfang" berichtete, allerdings aus einer reinen Villengegend, wo die Populationsdichte dieser Art womöglich höher ist. Auch Wacholderdrosseln, die in den ans Haus grenzenden Obstbaumwiesen in großer Zahl brüten, wurden im Verlauf der 10 Jahre nicht gefangen.

Wie die Katzen von Churcher & Lawton fing auch unsere Katze die meisten Nagetiere in den Sommermonaten. Besonders wenige Vögel trug sie von Juli bis September ein, d. h. daß von ihr mehr Vögel außerhalb der Brutsaison erbeutet wurden als innerhalb. So war auch unter den 52 Vögeln nur ein einziger Nestling zu verzeichnen gewesen.

Während bei unserer Katze der Anteil der Wühlmäuse (Feld- und Schermaus) an der Gesamtbeute 80,5 % betrug und sich ungefähr mit den aus Magenuntersuchungen gewonnenen Ergebnissen von Goldschmidt-Rothschild & Lüps (1976) sowie Heidemann (1973) deckte, beträgt der Anteil von eingetragenen Erdmäusen bei den zwei Katzen von Ward 57 %, bei Churcher & Lawton gar nur 14 % (Feldmäuse kommen in England nur auf den Orkney-Inseln vor). Diese sehr unterschiedlichen Prozentsätze lassen sich höchstwahrscheinlich aus der Tatsache erklären, daß die in ihren Fraßgängen im Gras fast blindlings entlanglaufenden Feldmäuse wesentlich leichter zu fangen sind als die in dichten Grasbülten lebende Erdmaus. Warum die englischen Katzen offenbar keine Schermäuse fingen, ist unklar. Immerhin betrug bei unserer Katze, einem durchaus nicht großen, kräftigen Tier, deren Anteil 19 %.

In der von Churcher & Lawton ermittelten Beute sind 17 % Waldmäuse, bei Goldschmidt-Rothschild & Lüps 1,7 % *Apodemus*-Arten. Bei Heidemann beträgt der Prozentsatz zusammen mit Ratten und Hausmäusen 3,6, unsere Katze fing 7,7 % Waldmäuse und keine anderen Muriden. Auch diese Zahlen scheinen darauf hinzudeuten, daß, wo die Gattung *Microtus* vorhanden und leicht zugänglich ist, diese den Muriden vorgezogen wird. Es kommt noch hinzu, daß möglicherweise Feld- und Schermäuse, die reine Pflanzenfresser sind, besser „schmecken" als Muriden und Spitzmäuse und daß sie diesen vorgezogen werden, sofern sie im Gebiet reichlich vorhanden sind. Warum allerdings von unserer Katze die Waldmausmägen seltener (zu 16 %) übriggelassen wurden als die von Feld- und Schermäusen (79 %), kann nicht erklärt werden.

Rötelmäuse, von denen im Zeitraum von 10 Jahren nur 4 Exemplare registriert wurden, sollen Carnivoren ebenfalls „schlecht" schmecken. Sie werden z. B. auch von Mauswieseln nur ungern gefressen (Frank, unpubl.). Spitzmäuse wurden, nach einigen Versuchen in der Jugend, überhaupt nicht mehr gefangen, obwohl sie im Garten direkt unter dem Fenster leben, durch das die Katze die Wohnung verlassen konnte. Die Katzen von Churcher & Lawton dagegen fingen zu 12 % Spitzmäuse. Es wird aber nichts darüber gesagt, ob die Katzen sie auch fraßen.

Keinen Einfluß auf das Fangverhalten einer Hauskatze hat offenbar das häusliche Nahrungsangebot. Die der hier beschriebenen Katze angebotene Nahrungsmenge war immer konstant. Außerdem legen die Untersuchungen von Adamec (1976) die Annahme nahe, daß Beutemachen und Hunger von zwei verschiedenen neurologischen Zentren des Katzenhirnes gesteuert werden.

Danksagung

Herrn Dr. P. Bühler sei für die Durchsicht des Manuskriptes herzlich gedankt.

Zusammenfassung

In einem Dorf in der Nähe Stuttgarts wurde die ins Haus gebrachte Beute einer Hauskatze 10 Jahre lang, von ihrem 5. bis 15. Lebensjahr, registriert. Ein Achtel der gesamten Beute (52 Tiere) bestand aus Vögeln. 44 % davon (= 23) waren Haussperlinge, 27 % (= 14) Kohlmeisen, 9,6 % (= 5) Blaumeisen, 3,8 % (= 2) Grünfinken. Von weiteren 8 Arten wurde je ein Tier gefangen. Die 430 Säugetiere setzten sich zusammen aus 69 % (= 297) Feldmäusen, 21 % (= 91) Schermäusen, 8,6 % (= 37) Waldmäusen, 0,2 % (= 4) Rötelmäusen und einem Mauswiesel. Die meisten Nagetiere wurden von Juni bis August gefangen, die wenigsten Vögel (je 1) von Juli bis September, die meisten Vögel (9 und 8) im April und November. Die Jahre, in welchen im Regierungsbezirk Stuttgart Feld- und Schermäuse Schäden verursachten, sind nur zum Teil solche, in denen diese beiden Nager auch überdurchschnittlich häufig gefangen wurden. Waldmäuse wurden signifikant häufiger lebend eingetragen und seltener gefressen als Feld- und Schermäuse.

Literatur

Adamec, R. E. (1976): The interaction of hunger and preying in the domestic cat: an adaptive hierarchy. — Behav. Biol. 18: 263—272.

Bradt, G. W. (1949): Farm cats as predators. — Mich. Conserv. 18: 23—25.

Churcher, P. B. & J. H. Lawton (1987): Predation by domestic cats in an English village. — J. Zool., Lond. 212, 439—455.

Goldschmidt-Rothschild, B. von & P. Lüps (1976): Untersuchungen zur Nahrungsökologie „verwilderter" Hauskatzen (*Felis silvestris* f. *catus* L.) im Kanton Bern (Schweiz). — Rev. Suisse Zool. 83: 723—735.

Heidemann, G. (1973): Weitere Untersuchungen zur Nahrungsökologie „wildernder" Hauskatzen (*Felis sylvestris* F. *catus* Linné, 1758). — Z. Säugetierk. 38: 216—224.

Holldack, K. & W. Gerss (1985): Zur Methodik von quantitativen Untersuchungen über die Eingriffsstärke von Beutegreifern in Beutebestände. — Z. Jagdwissensch. 31: 229—236.

Ward, J. M. (1981): What the cat brought in. — Wiltshire Nat. Hist. Bull. 15: 6—7.

Prof. Dr. Brigitte Loos-Frank, Abt. Parasitologie, Universität Hohenheim, D-7000 Stuttgart 70.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 217—222	Bonn, Dezember 1989

Zur Scheckung des Hausschafes

Ernst von Lehmann

Abstract. Domestic sheep show two very different ways of formation of piebald pattern, mainly due to the development of their wooly vleece. 1. The more primitive hairy sheep of warmer regions possess various piebald patterns which are similar to those occurring in domestic goats. 2. The wooly breeds with age always aquire unicoloured dark to nearly white wool covering of the entire body whereas the skin maintains its original pigmentation. The extremities and head retain their primitive short hair with piebald patterns.

Key words. Mammalia, domestic sheep, colour pattern, genetics.

Bei der Bearbeitung und Diskussion gescheckter Ziegen (von Lehmann 1984) ergaben sich einige Übereinstimmungen auch mit der Scheckung des Hausschafes (vgl. auch Haecker 1918). Da aber das Vlies der modernen Schafe starke Abweichungen vom Fell der Ziegen aufweist, soll auch die Scheckung des Schafes kurz besprochen werden, zumal aus der Literatur eine Vielfalt von Mustern bekannt ist (Epstein 1970, Herre & Röhrs 1989).

Zunächst muß bei allen Vergleichen davon ausgegangen werden, daß die frühen Scheckungen in den ersten Perioden der Domestikation auftraten, d. h. also zu einer Zeit, als die ersten Haustiere noch das mehr oder weniger kurze Haarkleid der Wildtiere trugen. Bei den Schafen waren es also die alten Formen der Haarschafe, wie sie großenteils vom Mufflon (*Ovis ammon musimon*) ausgingen und heute noch in vielen Scheckungsmustern in den südlichen Ländern vorkommen. In der Darlegung der Scheckung der Ziegen (von Lehmann 1984; Abb. 10) ist eine größere Gruppe offenbar frei gekreuzter Ziegen von der Insel Fuerteventura zu sehen, die eine ganze Reihe bekannter Muster zeigt, darunter Walliser Halbfärbung, Schwarzkopf (Burenziege) und Thüringerwald-Ziege. Ein Teil dieser frühen Muster der Ziegen findet sich auch bis heute bei den Schafen. Relativ häufig sind zum Beispiel die Schwarzköpfe (Soma-

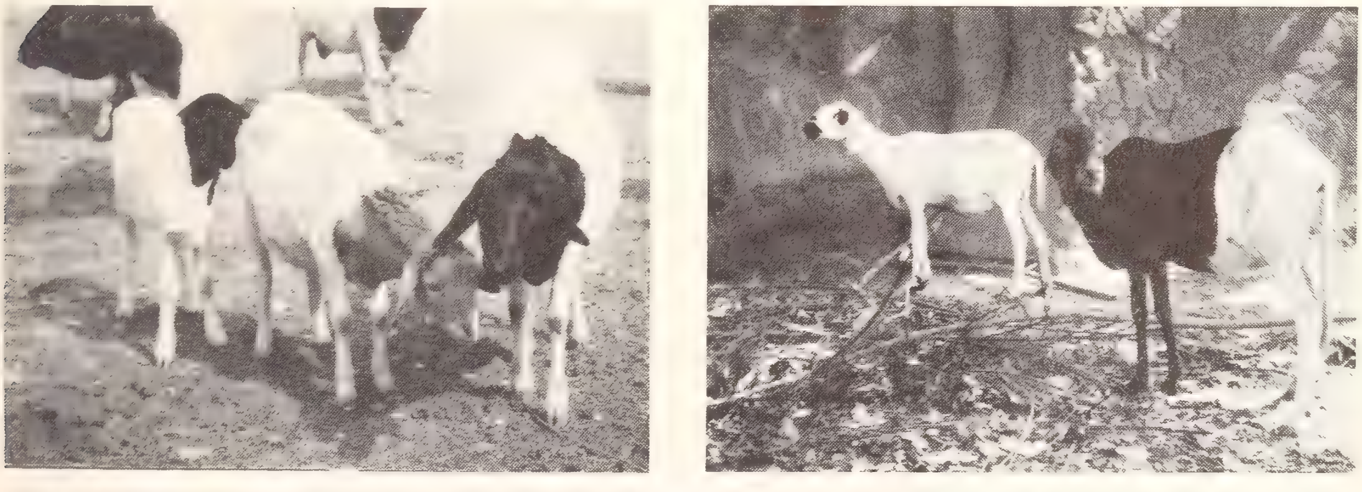


Abb. 1 (links): Somalischafherde, Zoo Hellabrunn München. In der Mitte rezessive Aufhellung in braun (B, b). Foto E. Simak 1988. — Abb. 2 (rechts): Dinkaschafe, langschwänzige, halbgefärbte Haarschafe aus Touboro, Kamerun. Foto R. Hutterer 1988.

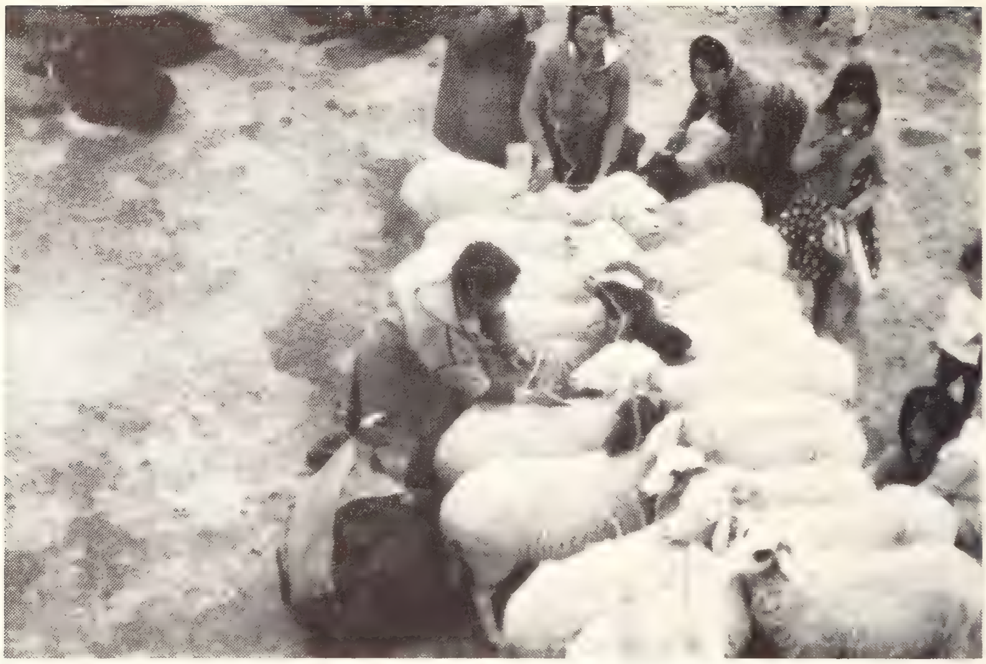
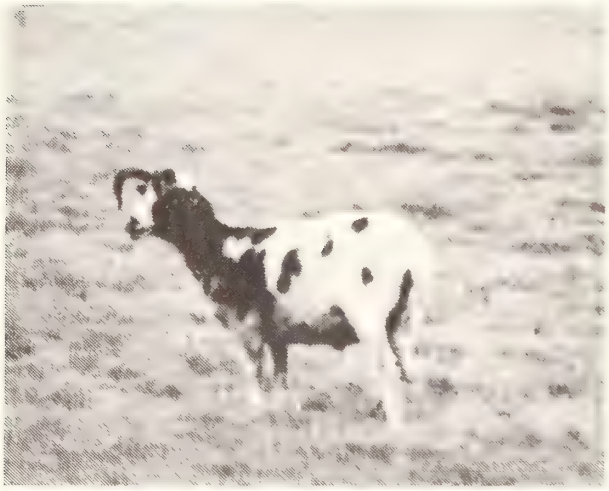


Abb. 3: Frauen bei Thala, Tunesien, beim Melken einer gemischten Herde aus Somali-, Dinka- und unregelmäßig um die Augen gescheckter Wollschafe. Besitzer und Foto A. Saidi, Djebel bou el Hanèche.



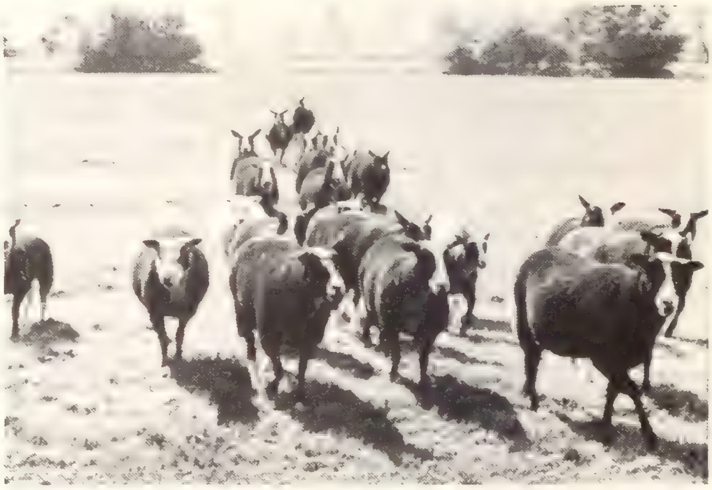
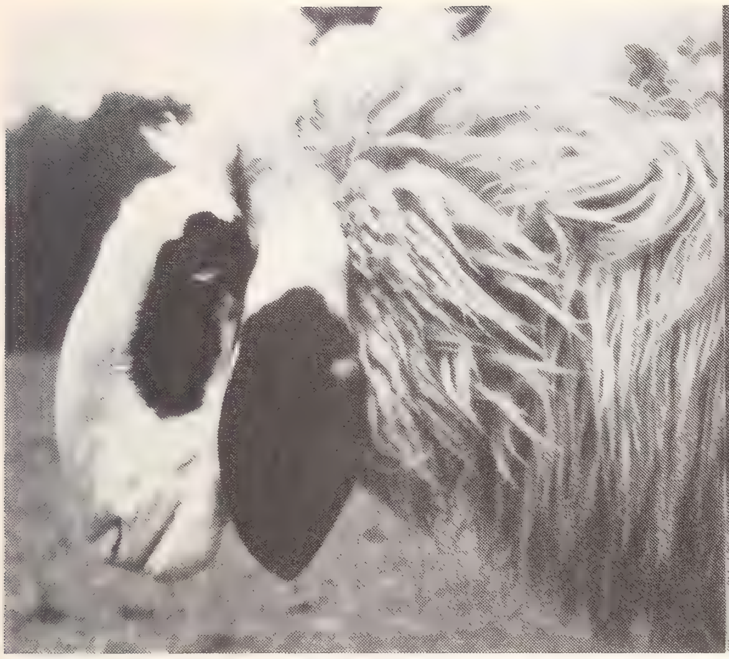


Abb. 4 (links): Jacobschaf, Bock aus Wales, England. Foto Schmitz 1981. — Abb. 5 (rechts): Schwarze Blessschafe, Herde aus Friesland von P. Hoogschagen. Foto J. J. Lauvergne.

lischaf, Abb. 1), ferner die Halbfärbung der Schwarzhalsziegen beim Dinkaschaf (Abb. 2), das vom oberen Nil bis Marokko verbreitet ist. Darüber hinaus sind gescheckte Haarschafe in Südeuropa und Nordafrika in regelloser, gleitender Reihe vom großfleckig schwarzweiß gezeichneten Tier bis zum fast rein weiß oder gelblich getönten Schaf mit wenigen kleinen Flecken am Kopf zu finden (Abb. 3, Tunesien).

Im mitteleuropäischen Raum erfolgte schon früh die Entwicklung vom Haar- zum Wollschaf, und mit der Herauszüchtung des Wollschafes entstand ein neuer Weg zu neuen Zielen (verschiedene Wollrassen). Die Körperspitzen (Kopf, Ohren, Füße, teilweise auch der Schwanz) behielten weiterhin ihre kurze Haardecke in verschiedenen Farben und Mustern, gegebenenfalls auch die Scheckung, während das Wollvlies, also der Rumpf, mit der Zeit völlig vereinfachte Farbtöne ohne Scheckung annahm. Überleitend zu den eigentlichen Wollschafen steht eine sehr alte Rasse, die — wohl aus Liebhaberzucht — in England entstand, das Jacobschaf (Abb. 4), dessen Schek-



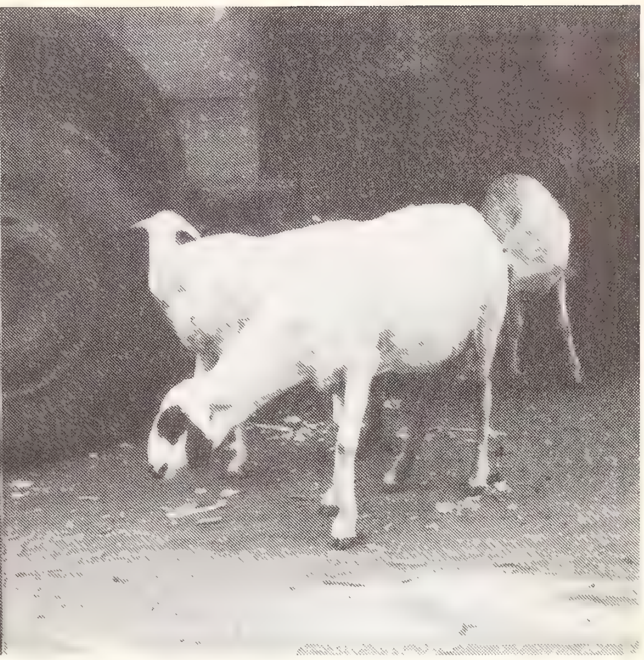
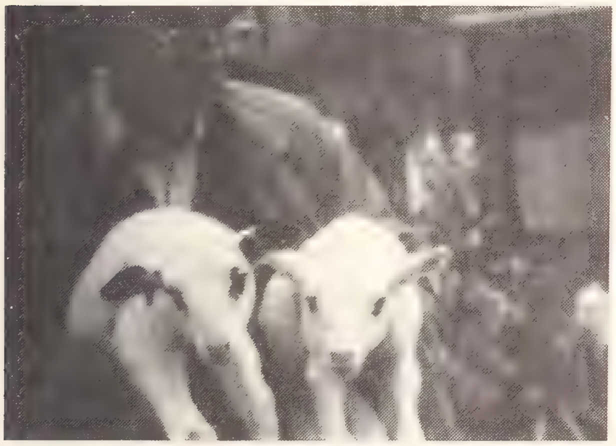


Abb. 6a (links): Kärntner Brillenschaf, Bock. Züchter und Foto H. H. Sambraus. — Abb. 6b (rechts): Gleiche Kopfzeichnung bei einem Dinkaschaf aus Touboro, Kamerun. Foto R. Hutterer 1988.



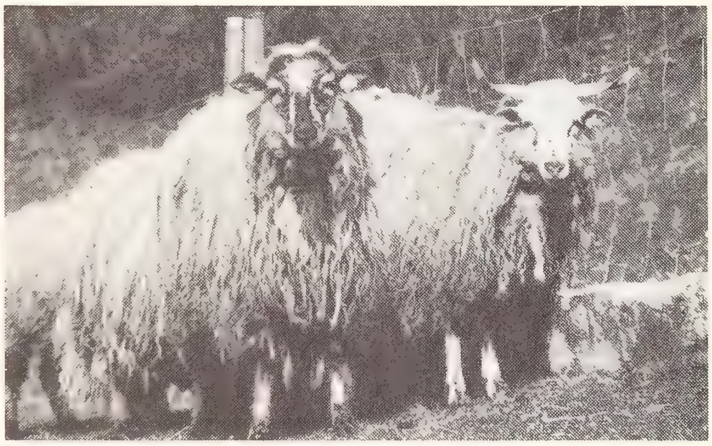


Abb. 7 (links): Bentheimer Landschaf, Eitorf, Rheinland. Ein Lamm hat einen großen schwarzen Fleck auf der Seite und gescheckte Iris. Züchter und Foto R. Scharnhölz. — Abb. 8 (rechts): Walachenschaf, östl. Vertreter. Strähnige Wolle, aufgelöste Scheckungsmuster.

kung (schwarz- und braunweiß) auch noch das ganze Wollvlies erfaßt. Liebhaber haben diesem Schaf übrigens bis zu sechs Hörner angezüchtet. Bei den heute hochgezüchteten Fleisch- und Wollrassen des Schafes ist das Wollvlies eintönig gelb bis weiß oder schwarzbraun bis braun, oder grau bei den noch etwas primitiveren Heide- oder Bergschafen, deren Lämmer noch einfach schwarz geboren werden, wie z. B. bei den Heidschnucken und beim Karakul (Persianer). Bei den Heideschafen der Niederlande hat van Bemmel (1963) auch gescheckte Lämmer erwähnt und abgebildet, die mit dem Heranwachsen einfarbige Vliese bekommen (das Drentsche Hornschaf, das Veluwsche und das Kempener Heideschaf). Das gleiche stellte schon Parnell (1938) beim „Scottish Blackface" fest: „. . . aus den schwarzen Basen wachsen helle Wollsträhnen." Diese Aufhellung und Vereinfachung der Farbmuster mit zunehmendem Alter gibt es bekanntlich auch bei anderen Huftieren, so die Schimmelung des Pferdes und die Fleckung der Cerviden und Suiden.

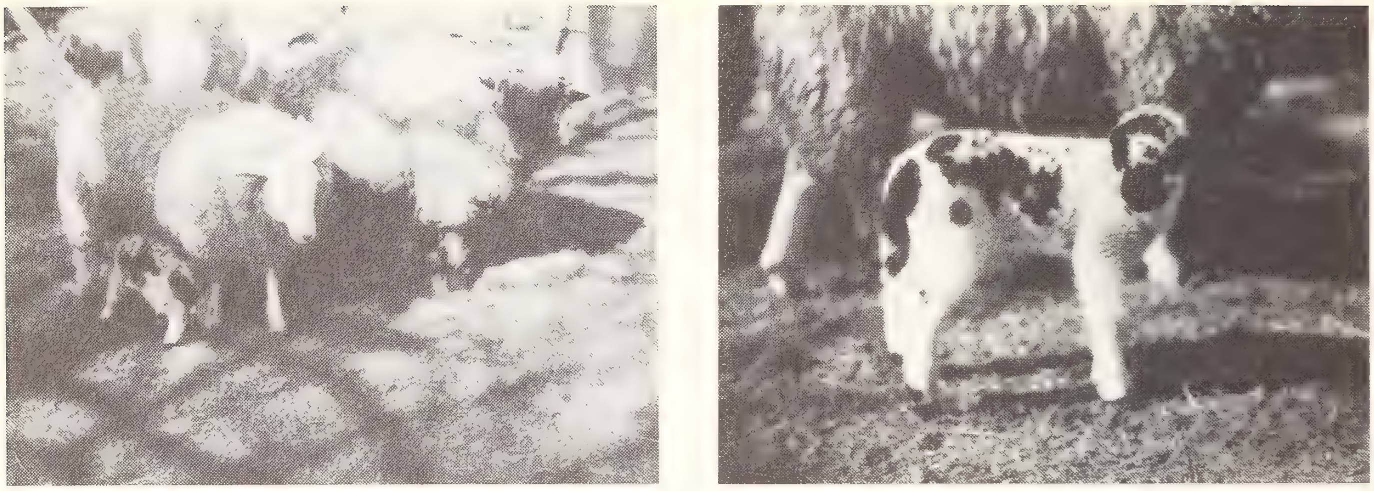


Abb. 9: Schecken von nichtgescheckten Eltern: links: ♂ sogenannter „Schwarzkopf", ♀ Texelschaf; rechts: Lamm des Paares. Foto U. Schmidt-Basler 1989.

Es sollte an dieser Stelle noch klargestellt werden, daß wir unter die Scheckung auch die kleinen weißen Abzeichnen rechnen, wie zum Beispiel beim Pferd, denn auch beim Schaf spielen die Fleckungen des Kopfes als Rassemerkmal eine Rolle. Hierzu gehört z. B. das graue bis schwarze Zwartbles (Bizet oder HST, Abb. 5), über dessen erstaunliche Aufspaltung bei Kreuzungen Lauvergne & Hoogschagen (1978) sowie Lauvergne & Bottema (1979) ausführlich berichtet haben (von Lehmann 1984).

Eine anerkannte, aber durch geringe Kopfzahl heute gefährdete Rasse mit feststehenden Merkmalen ist das Kärntner Brillenschaf (Abb. 6a), um dessen Erhaltung und Zucht sich besonders Sambraus (1987a, b) verdient gemacht hat. Die für diese Rasse charakteristische Zeichnung am Auge und Ohr fand bemerkenswerterweise R. Hutterer (Museum Koenig, Bonn) 1988 auch bei Dinkaschafen in Touboro, Kamerun (Abb. 6b). Ein noch stärker in seinem Bestand gefährdetes Schaf mit wenigen schwarzen Abzeichen um Auge und Ohr ist das Bentheimer Landschaf (Abb. 7), dessen kleine Herden von R. Scharnhölz, Eitorf, betreut werden (Scharnhölz 1987). Erwähnt sei auch eine Rasse, die nur durch zwei schwarze Längsstriche auf der Stirn gekennzeichnet ist, das „Gromet"-Schaf aus Norwegen, über das Wriedt (1924) berichtet hat. Wahrscheinlich nicht mehr zu erhalten ist das sogenannte Walachenschaf (Valaska) aus dem östlichen bayerisch-böhmischen Gebiet. Es wurden kürzlich wieder einige Tiere von Frau E. Simak (Gesellschaft zur Erhaltung alter und gefährdeter Haustierrassen, München) entdeckt (Abb. 8), die zwar nicht ganz einheitlich sind, aber doch sehr charakteristisch die „aufgelöste" schwarzweiße Nasenpartie und die seitlich korkenzieherähnlich abstehenden Hörner zeigen.

Aus den genannten Beispielen lassen sich folgende Befunde ableiten:

1. Haarschafe sind oft am ganzen Körper gescheckt.
2. Bei Wollschafen ist die Scheckung in der Regel auf die glatthaarige Kopf- und Schwanzregion beschränkt, das Körpervlies ist in der Regel einfarbig, selten (Jacobschaf) gescheckt.
3. Einfarbige Wollschafe können eine pigmentierte Haut besitzen.
4. Einfarbige Wollschafe können gescheckte Lämmer werfen (Abb. 9, 10), die im Adultkleid wiederum einfarbig sind.

In der Regel ist also bei Schafen die Scheckung mit Glatthaarigkeit korreliert. Als Gründe müssen mindestens zwei Faktoren in Betracht gezogen werden, nämlich die

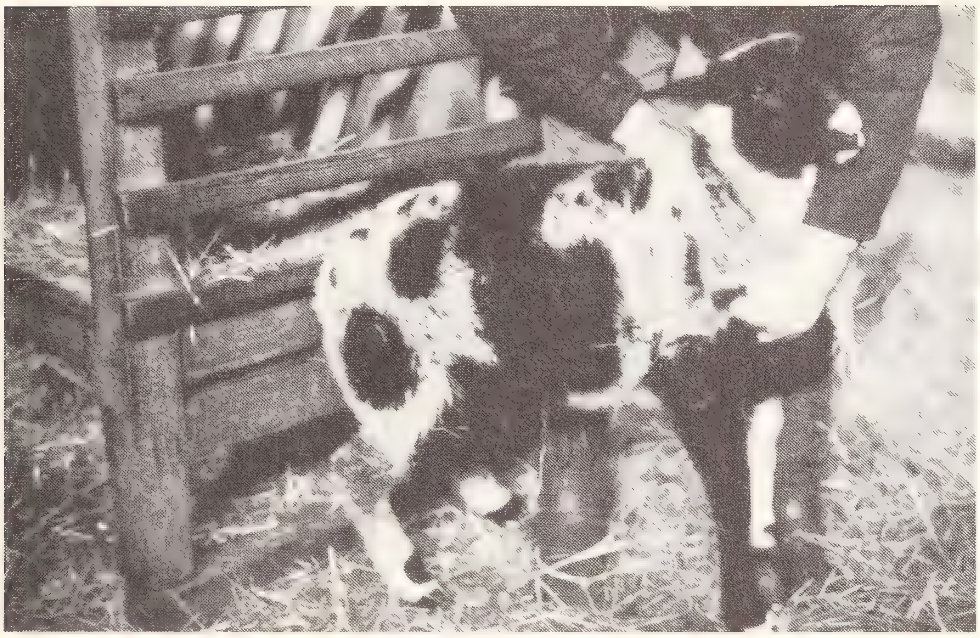


Abb. 10: Schecken von nichtgescheckten Eltern: ♂ schwarzes Bergschaf, ♀ einfarbig weißes Meriono. Inst. f. Tierzucht u. Haustiergenetik Gießen. Foto R. Waßmuth.

Zuchtselektion auf einfarbige Vliese durch den Menschen und mögliche physikalische Eigenschaften der Wollhaare, die eine Scheckung nicht oder nur schwer zulassen. Darüber ist aber wenig bekannt. Auch die Vererbungsweise von Scheckungsmustern gegen Einfarbigkeit und Glatt- gegen Wollhaarigkeit sowie beider untereinander bedarf noch weiterer Untersuchungen.

Zusammenfassung

Die Entwicklung der Scheckung des Hausschafes zeigt durch die Bildung des Wollvlieses zwei stark abweichende Wege. 1. Die primitiveren Haarschafe, die heute noch in wärmeren Regionen gehalten werden, haben verschiedene Scheckungsmuster, wie sie z.T. auch bei den Ziegen vorkommen. 2. Die durch züchterische Selektion entstandenen Wollschafe erwerben fast immer im Alter je nach Rasse eintönige bis nahezu weiße Wollhaare auf dem ganzen Körper, wobei die Haut oft noch pigmentiert bleibt. Die Körperspitzen (Gesicht, Ohren, Füße, Schwanz) behalten die ursprünglich kurzen Haare und mit ihnen auch die verschiedenen Scheckungsmöglichkeiten.

Literatur

Bemmel, A. C. V. van (1963): Niederländische Heideschafe. — Z. Säugetierkunde 28: 248—255.

Epstein, H. (1970): Fettschwanz- und Fettsteißschafe. — Die Neue Brehmbücherei 417. Ziemsen, Wittenberg.

Haecker, V. (1918): Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phaenogenetik). — G. Fischer, Jena.

Herre, W. & M. Röhrs (1989): Haustiere — zoologisch gesehen. 2. Aufl. — G. Fischer, Stuttgart & New York.

Lauvergne, J. J. & P. Hoogschagen (1978): Genetic formulas for the colour in the Texel, the Dutch and the Zwartbles sheep in the Netherlands. — Ann. Génét. Sél. anim. 10: 343—351.

— & S. Bottema (1979): Variants colorés chez le Mouton Nédерlandais des Landes de bruère (Heideschaap). — Ann. Génét. Sél. anim. 11: 1—6.

Lehmann, E. von (1984): Zur Zeichnung und Scheckung der Hausziege (*Capra aegagrus hircus* L., 1758). — Z. Tierzüchtg. Zücht. Biol. 101: 161—172.

Parnell, J. W. (1939): Notes on the history of the Scottish Mountain blackface sheep and some genetical observations on certain breed characteristics. — Scient. Agric. 20: 205—233.

Sambraus, H. H. (1987a): Bedrohte Nutztierrassen in den deutschsprachigen Ländern, Teil III: Schafe. — Tierärztl. Praxis 15: 11—16.

— (1987b): Atlas der Nutztierrassen. 2. Aufl. — E. Ulmer, Stuttgart.

Scharnhölz, R. (1987): Das Bentheimer Landschaf. — Deutsche Schafzucht 9: 184—186.

Wriedt, Chr. (1924): The 'Gromet' pattern in sheep. — J. Heredity 15: 125.

Prof. Dr. E. von Lehmann, Im Wiesengrund 18, D-5305 Alfter-Impekoven

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 223—226	Bonn, Dezember 1989

New records of small mammals from Jordan

P. J. J. Bates & D. L. Harrison

Abstract. Small mammals recently obtained from Jordan include several species new for the fauna of the country. These comprise the bat *Eptesicus bottae* (Peters, 1869) (Chiroptera: Vespertilionidae) and two rodents, *Mus spretus* Lataste, 1883 and *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (Rodentia: Muridae).

Key words. Mammalia, Vespertilionidae, *Eptesicus bottae*, Muridae, *Mus spretus*, *Rattus norvegicus*, Jordan, new records.

On the recent Harrison Zoological Museum expedition to Jordan, several pellets of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) were recovered from a rocky ledge, on the North Bank of the Wadi Zerqa, Jordan (appr. 32.12'N 35.49'E) on 19 October, 1988. On examination these pellets were found to contain a large number of mammal specimens as well as the remains of small birds, lizards, beetles and a crab. The owl was identified by means of an associated left tail feather found at the site and by the large size of the pellets. Eight mammal species were subsequently identified.

The most favoured mammalian prey of the Eagle Owl appeared to be the East European Hedgehog (*Erinaceus concolor*), of which there were 26 cranial fragments, representing a minimum number of eight individuals. Six of these eight *E. concolor* were subadults or juveniles with milk dentition or with cheekteeth not completely erupted. However, two were adults, one of which, represented by the almost complete skull, was an old adult with well worn teeth (and with a pathological infection of skull vault, with sinuses penetrating both frontals). It is not known whether the high percentage of immature specimens within the pellets reflects their relative abundance in the field or their relative inexperience in escaping from predators or a conscious preference on the part of the owl. It is however a fine example of how natural selection favours the predation of the young and the sick.

The Eagle Owl also preyed on the Long-eared Hedgehog (*Hemiechinus auritus*) of which three skull fragments, probably representing a single adult individual, were recovered. Little is known of this species of hedgehog in Jordan, although Atallah (1977) did include records from Jerash and Amman, both within 30 km of the Wadi Zerqa. Of the rodents, the most notable species present in the pellets was *Cricetulus migratorius.* Two left and two right mandibles were recovered. These represent only the second record of the Grey Hamster from Jordan which was unknown from the country until 1981 when a specimen was collected at Gawa in the basalt deserts of north-east Jordan (Searight, 1987). Previously Bate (1945) had noted the predation of this species by owls in Lebanon and Pradel (1981) in Syria. The maxilla with complete dentition and left and right mandibles of *Rattus norvegicus* represent the first record of the Brown Rat from Jordan, excluding the West Bank.

Meriones tristrami was the most common rodent species, with at least three individuals found within the pellets. Also present were the remains of a juvenile *Spalax* *leucodon*; the left mandible of a *Mus* sp. and part of the left mandible of a very immature Hare (*Lepus capensis*).

Curiously our own trap yields in the area adjacent to the Eagle Owl's lair produced a very different return. In the traps, the most common species were *Mus spretus* and *Mus musculus*; in addition *Acomys cahirinus* and *Crocidura suaveolens* were also captured. All four species are either absent or in the case of *Mus* barely represented in the Owl's catch, despite the fact that *Acomys* was found within the lair itself. This tends to suggest that the Eagle Owl's hunting range extended considerably further than the immediate confines of the Wadi Zerqa. It also shows that owl pellets are a most useful additional source of data in small mammal surveys.

Mus spretus Lataste, 1883 has not previously been noted from Jordan since the presence of a short-tailed mouse in the region has only recently been recognized (Auffray et al., in press). Auffray et al. originally referred to the taxon as *Mus "spretoides"*. Subsequently Auffray followed the view of Marshall & Sage (1981) and referred to it as *M. abbotti* Waterhouse, 1837 (Auffray in litt., 1989). However, since the taxon *"spretoides"* is apparently a *nomen dubium* and since the holotype of *abbotti* is a juvenile and is most similar to *M. musculus*, neither name has been accepted here for the Jordanian mice. They clearly belong to the group of short-tailed, wild living mice that occur around the Mediterranean basin. The oldest taxon for this group is *M. spicilegus* Petenyi, 1882. However, the zygomatic structure of the cotypes of this form does not compare favourably with the Jordanian specimens which are here provisionally referred to *M. spretus*. The holotype of this taxon from Algeria appears most similar to them, in respect of cranial characters and tail length. *M. spretus* as here understood, in Jordan, is distinguished from *M. musculus* on account of its relatively short tail, averaging 44.7 % (S.D. = 2.3) of total length in the 9 specimens caught in the Wadi Zerqa whilst the comparable figure for the ten *M. musculus* specimens was 47.8 % (S.D. = 2.1). The skulls of the two species are essentially similar except that in *M. spretus* the anterior part of the malar process is relatively broad in comparison to the width of the antero-lateral part of the zygomatic arch. In *M. musculus* the opposite is true. In addition to the *M. spretus* trapped in the Wadi Zerqa a further specimen of this mouse was collected 1 km east of Anjarah, near Ajlun (32.30'N 35.47'E). It is clear from the above discussion that the taxonomic status of this short-tailed mouse in the Middle East requires further study, especially in relation to *Mus spicilegus*, which could prove to be the prior name for this group.

Another interesting result of the expedition was the first record of *Eptesicus bottae* (Peters, 1869) for Jordan. Two specimens (HZM.21.19566 & 22.19567), here referred to the race *E. b. innesi* (Lataste, 1887), were netted over a small pool near Lawrence's Pool, near Rum (29.33'N 35.28'E). Standard measurements in mm of the two specimens respectively were as follows: total length: 98, 92; tail: 34, 36; hind foot: 6.2, 6.2; forearm: 42.0, 43.0; ear: 13.1, 15.1; greatest skull length: 16.3, 16.4; condylobasal length: 15.6, 15.8; zygomatic breadth: 10.9, —, breadth of braincase: 7.7, 7.5; postorbital constriction: 3.7, 3.7; maxillary cheekteeth (C—M3): 5.8, 5.7; mandibular cheekteeth (c—m3): 6.4, 6.3; mandible: 12.2, 12.4. A specimen of *Otonycteris hemprichi* Peters, 1859 netted over the same pool is only the second record of this species from Jordan. It was previously known by three specimens from the vicinity of Azraq

Oasis (Atallah, 1977). This specimen from Rum, like those from Azraq are referred to the Arabian Desert race *O. h. jin* (Cheesman & Hinton, 1924). Standard measurements of this, a non-pregnant female (HZM15.19565), are as follows: total length: 135; tail: 53; hind foot: 12.2; forearm: 64.2; ear: 40.8; greatest skull length: 23.6; condylobasal length: 21.9; zygomatic breadth: 14.3; breadth of braincase: 10.3; postorbital constriction: 4.2; maxillary cheekteeth (C—M3): 8.0; mandibular cheekteeth (c—m3): 9.2; mandible: 16.8.

Conclusions

The records cited above resulting from the recent expedition to Jordan of the Harrison Zoological Museum add three species to the faunal list of the country and add to the distributional knowledge of several others. The value of examination of owl pellets for faunal survey work is clearly shown. Attention is drawn to the confused state of taxonomy of the short-tailed *Mus "spretoides"* of the Eastern Mediterranean region, here provisionally referred to *Mus spretus.*

Zusammenfassung

Es wird über neue Kleinsäugerfunde aus Jordan berichtet. Die Fledermaus *Eptesicus bottae* und die Nager *Mus spretus* und *Rattus norvegicus* werden erstmals für das Land nachgewiesen, und die Taxonomie der Hausmäuse der *Mus spicilegus-/Mus spretus*-Gruppe in Vorderasien wird diskutiert.

Acknowledgements

We wish to thank Maher Abu Jafar and Dr. Coppelia Hays Shahin of the Royal Society for the Conservation of Nature, Jordan for their most kind support of our expedition. We would also like to thank Karen de Wolf and James Stephen for their invaluable help in the preparation of the specimens and Dr. Sayeeda Mir and her colleagues of Irbid University for their very great help in the field.

References

Atallah, S. I. (1977): Mammals of the Eastern Mediterranean Region; their Ecology, Systematics and Zoogeographical relationships. — Säugetierkundl. Mitt., 24: 241—320.

Auffray, J. C., E. Tchernov, F. Bonhomme, G. Heth, S. Simson & E. Nevo (in press): Presence and ecological distribution of *Mus "spretoides"* and *Mus musculus domesticus* in Israel. Circum-Mediterranean vicariance in the genus *Mus.* — Z. Säugetierkunde.

Bate, D. M. A. (1945): Notes on small mammals from the Lebanon Mountains, Syria. — Ann. nat. Hist. (11) 12: 141—158.

Berkenhout, J. (1769): Outlines of the natural history of Great Britain and Ireland. Vol. 1, i—xiii, 233 pp.

Cheesman, R. E. & M. A. C. Hinton (1924): On the Mammals collected in the desert of Central Arabia by Major R. E. Cheesman. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 14: 548—558.

Lataste, F. (1883): Note sur le souris d'Algerie et description d'une espece nouvelle (*Mus spretus*). — Acta Linn. Soc. Bordeaux iv. (7): 13—33.

— (1887): Description d'une nouvelle espece de chiroptere d'Egypte. — Ann. Mus. Stor. Nat. Genova 24: 625—630.

Marshall, J. T. & R. D. Sage (1981): Taxonomy of the house mouse. — Symp. Zool. Soc., London, 47: 15—25.

Petenyi, S. J. (1882): Reliquae Petenyianae. — Termeszetrajzi Fuzetek, Budapest, 5: 91—146.

Peters, W. (1859): Neue Beiträge zur Kenntnis der Chiropteren. — Mber. Preuss. Akad. Wiss.: 222—225.

— (1869): Bemerkungen über neue oder weniger bekannte Flederthiere, besonders des Pariser Museums. — Mber. Preuss. Akad. Wiss.: 391—408.

Pradel, A. (1981): Biometrical remarks on the hamster *Cricetulus migratorius* (Pallas 1773) (Rodentia, Mammalia) from Krak des Chevaliers (Syria). — Acta zool. Cracov. 25 (11): 271—292.

Searight, A. (1987): Some records of Mammals from North-east Jordan. — pp. 311—317 in: Krupp, F., W. Schneider & R. Kinzelbach. Proceedings of the Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East.

Waterhouse, G. R. (1837): Characters of some new species of the genera *Mus* and *Phascogale*. — Proc. Zool. Soc. Lond.: 75—78.

Dr. David L. Harrison & Dr. Paul J. J. Bates, Harrison Zoological Museum, Bowerwood House, St. Botolph's Road, Sevenoaks, Kent TN13 3AQ, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 227—242	Bonn, Dezember 1989

Taxonomic review of *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) (Rodentia, Arvicolidae) in the Iberian Peninsula

Jacint Ventura & Joaquim Gosálbez

Abstract. In this study a comparative biometrical analysis among different populations of *Arvicola terrestris* from central and southwestern Europe has been carried out. The analyzed samples are the following: 32 specimens from the Massif Central (France), 40 from Switzerland and Liechtenstein, 82 from Ribadesella (Asturias, Spain) and 150 from the Valle de Arán (Lérida, Spain). Parting from the results and considering chorological aspects, the following conclusions can be deduced: The populations from the Massif Central are confirmed to belong to the subspecies *A. t. exitus* (understood as *A. t. scherman*). The populations from the Pyrenees and the Massif Central should remain subspecifically independant. The Pyrenean populations of *A. terrestris*, compared to the Cantabrian ones, show significantly bigger skull and mandible, and a series of morphological differences. These traits, plus the fact that they are geographically independent, allows us to differentiate two subspecies in the Iberian Peninsula. Since the first description ever made of *A. t. monticola* de Sélys-Longchamps, 1838 corresponds to a sample coming from the French side of the Pyrenees, this denomination is kept for the populations dwelling in this range of mountains, and a new subspecies *A. t. cantabriae* n. subsp. is named for the populations distributed along the Cantabrian range of mountains, from the Sierra de los Ancares (Lugo) to northwestern Vizcaya.

Key words. Mammalia, Rodentia, Arvicolidae, *Arvicola terrestris*, taxonomy, Spain.

Introduction

Presently, the existence of one unique subspecies of *Arvicola terrestris* (*A. t. monticola*) in the Iberian Peninsula is accepted (Niethammer, 1964; Heim de Balsac & de Beaufort, 1969; Vericad, 1970; Garzón-Heydt et al., 1971; Engels, 1975; Gosálbez, 1976; Reichstein, 1982). Within this territory *A. terrestris* has a distribution area extending from eastern Galicia to northwestern Catalonia (Fig. 1). Although a continuous colonization has taken place in this area (Reichstein, 1982), the most recent data on the chorology of the species in Spain (Castién, 1984; Álvarez et al., 1985) confirm that such a distribution area is divided into three individualized groups of populations (Ventura, 1988). Thus, from west to east there is, in the first place, one going from the Sierra de los Ancares (Lugo) to northwestern Vizcaya. Then, there is a small one occupying northeastern Guipúzcoa and, finally, there are the populations distributed from northeastern Navarra to the Valle de Arán (Lérida) and its surrounding areas (Fig. 1).

The lack of detailed morphological and biometric studies on the Iberian populations of this species determines that the systematic problem in this territory is centered in the settlement of the real taxonomic identity of the different groups of populations mentioned above, as much as the determination of the possible relationships existing among those and the closest populations of *A. t. exitus* (Miller, 1912; Hinton, 1926; Cantuel, 1943; Didier, 1943; Heim de Balsac & Guislain, 1955; Reich-

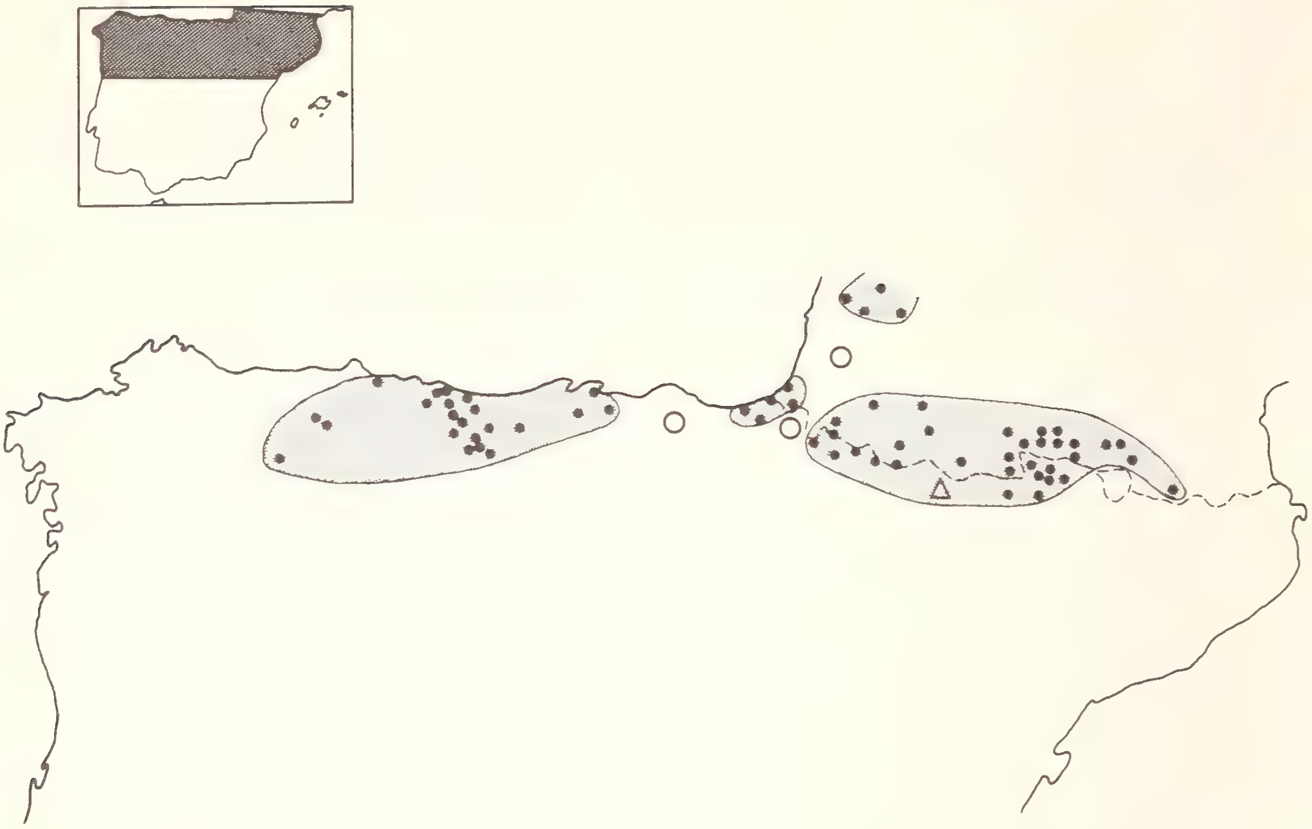


Fig. 1: Geographical distribution of *Arvicola terrestris* in the Iberian Peninsula. (○): absence of the species; (Δ): probable presence.

stein, 1963; Spitz & Morel, 1972; Le Louarn & Saint-Girons, 1977; Baudoin, 1984); although according to different authors (Spitz & Morel, 1972; Morel, 1981) the subspecies *exitus* has at present lost its taxonomic identity when reaching a synonymy with *A. t. scherman*. With the aim of placing these populations geopgraphically in an accurate way, as well as avoiding possible taxonomic mistakes with respect to other northern populations, in the present study it has been chosen to keep the classical subspecific denomination of *A. t. exitus*.

The systematic and taxonomy of the Iberian populations still present many features that must be clarified; specially, if the last published data about the distribution of *A. terrestris* in the Iberian Peninsula are taken into account. This study aims to carry out a biometric characterization of the Iberian populations of this species coming from the Cantabrian range of mountains and the Catalonian Pyrenees and evaluates, comparing the different groups, the homogeneity *A. terrestris* has in this territory. Likewise, the degree of relationship between each one of these populations and those dwelling in the Alps and the Massif Central has been evaluted.

Material and methods

This study is based on the biometric and morphological comparison of the following samples of *A. terrestris*: 32 specimens (14 ♂ and 18 ♀) from Ally (Cantal, Massif Central, France) we were donated by Dr. E. L. Petavy (Université Claude Bernard, Lyon, France); 40 specimens (18 ♂ and 22 ♀) from Switzerland (Bassins and Interlaken) and Liechtenstein (Vaduz and Schaan) proceeding from the Alexander Koenig Museum collection (Bonn, Western Germany); 82 specimens (40 ♂ and 42 ♀) from Ribadesella (Asturias, Spain) that were donated by D. M. Braña (Sanidad Vegetal, Asturias); 150 specimens (68 ♂ and 82 ♀) we were able to capture during 1983 and 1984 in the Valle de Arán (Lérida, Spain).

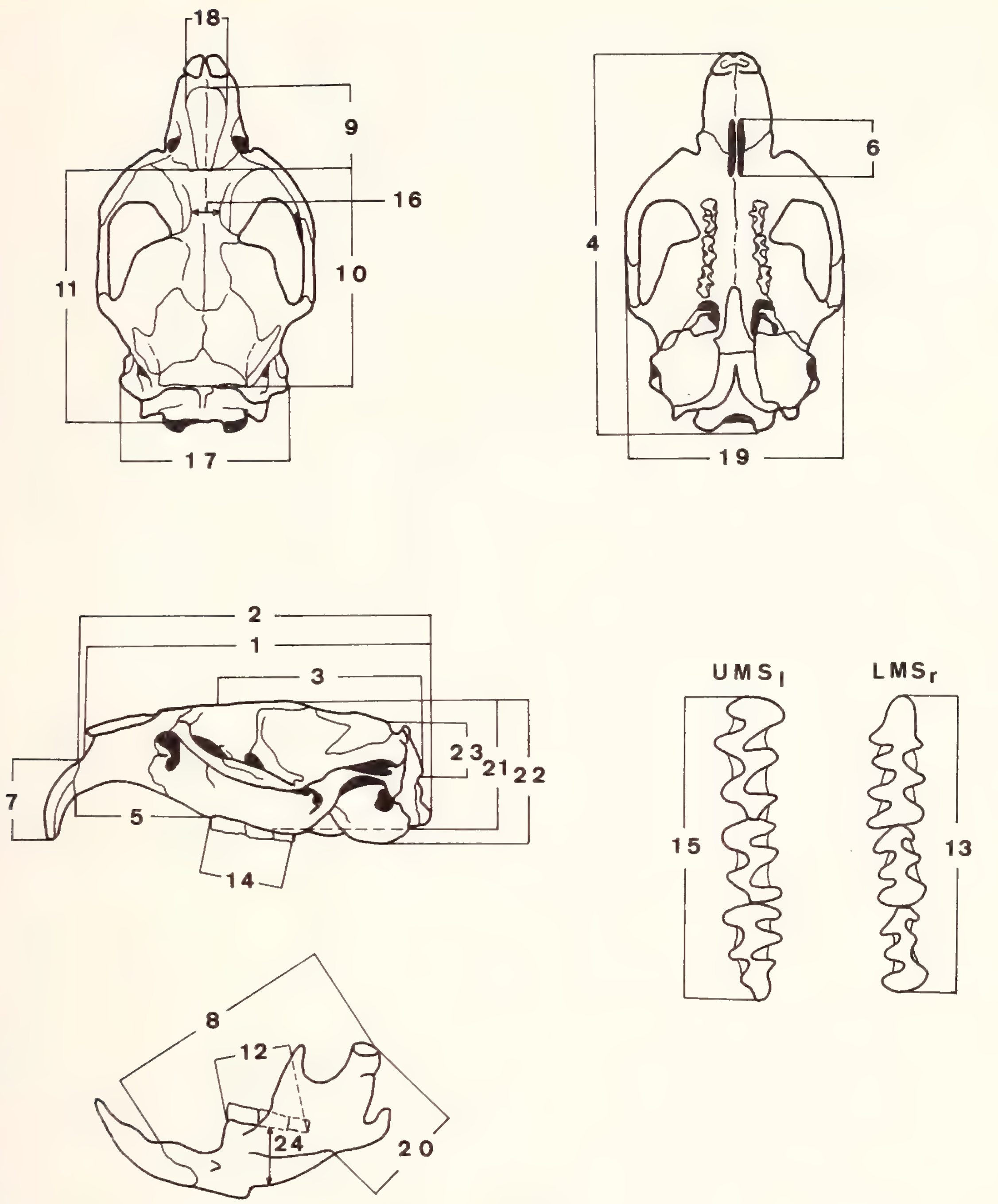


Fig. 2: Cranial and mandibular parameters measured in *Arvicola terrestris*. 1. CBLa: Condylobasal length according to the Comisión de Biometría (II Coloquio Español de Mastozoología, León, 1972); 2. CBLb: Condylobasal length according Niethammer & Krapp (1978); 3: CL: Cranium length; 4. CIL: Condyloincisive length; 5. UDL: Length of the upper diastema; 6. IFL: Length of the incisive foramen. 7. UIL: Length of the upper incisive; 8. ML: Mandible length; 9. NL: Nasal length; 10. NIL: Nasal-Interparietal length; 11. NOL: Nasal-Occipital length; 12. LMSa: Lower molar series from the alveoles; 13. LMSc: Lower molar series from the dental crowns; 14. UMSa: Upper molar series from the alveoles; 15. UMSc: Upper molar series from the dental crowns; 16. IOW: Interorbital width; 17. OW: Occipital width; 18. NW: Nasal width; 19. ZW: Zigomatic width; 20. AH: Articular height; 21. CH: Cranium height; 22. CHb: Cranium height from the tympanic bullas; 23. IFH: Interparietal-Foramen Magnum height; 24. MHM$_2$: Mandible height taken at M$_2$.

Most of the definitions for these measurements correspond to the ones explained by Niethammer & Krapp (1978) except from CBLa (Comisión de Biometría, II Coloquio Español de Mastozoología, León, 1972), UIL, NIL, NOL, IFH (Warmerdam, 1982) and MHM$_2$ (Engels, 1975).

The comparative analysis has been performed with four somatic (HBL: head-body length; TL: tail length; RFL: rear foot length; EL: ear length), nineteen cranial and five mandibular parameters (Fig. 2).

Parting from the morphological and metrical characteristics of the skull and after considering, when possible, biological and somatometrical criteria, those specimens considered immature, have been barred from the initial samples. As a result of these observations in the samples from the Valle de Arán (VA), Massiv Central (MC) and Alps (Switzerland and Liechtenstein) (AL) the specimens with a CBL $\geqq$31.0 mm and a UDL $\geqq$11.0 mm have been selected. Considering that the specimens from Asturias (AS) are somewhat smaller, the established critical values have also been lesser: CBLb $\geqq$30.5 mm and UDL $\geqq$10.0 mm.

Data processing was done in the Calculus Center of the University of Barcelona (computer IBM 3083/XE01). To carry out the analysis, the normality of the distribution of the variables as well as the homogeneity of the variances have been assumed. The significance of the differences between two sample means has been calculated by applying the t-Student test or the statistical d (Parker, 1981). In the case of more than two samples an analysis of the variance (Anova) (Dixon, 1983) has been applied. If the differences detected were significant, multiple comparisons between pairs of samples following Tukey's method (Dixon, 1983) were carried out. Parting from the Tukey's rank (Sokal & Rohlf, 1979), the differences among the averages through the Student-Newman-Keuls test (Dixon, 1983) have been comparatively evaluated.

The differentiation degree among different samples, taking into account the whole of analyzed variables, were evaluated with a multivariant analysis of the variance (Manova) (Davidson & Toporek, 1983). The graphic representation of the samples along the axes with maximum discriminating power (Cuadras, 1981) has been done through a canonical analysis of populations (CANP program, designed by Dr. J. Ocaña, Department of Biostatistics, Faculty of Biology, University of Barcelona). For two samples, a discriminant canonical analysis (Jennrich & Sampson, 1983) was used to obtain a function that would allow to differentiate the specimens from each population starting on a certain number of variables (Cuadras, 1981).

Results and discussion

The values of the descriptive statistics of the analyzed variables in each sample are shown in Table 1. The statistical comparison of the average values for each parameter, in all the samples under study, shows that morphometric differences between VA and AS in the d-test are significant ($p < 0.01$) in all parameters except EL. In all four samples test-F shows significant craniometric differences ($p < 0.01$) in all the measurements. The comparison between pairs of samples (Table 2) clearly states marked differences between AS and VA. The first one shows significantly inferior values in all cases, except for NW and LMSa in which the relationship lacks statistical significance. On the contrary, the biometric divergences existing between MC and AL are scarce, being able to distinguish significative differences in CH, AH and, specially, in NL, CHb and ZW. The multiple comparisons between the latter ones and the Iberian samples also reveal a clear biometric differentiation affecting most of the analyzed variables.

In comparing the sample averages (Table 2) it can be deduced that, in general, the Pyrenean sample shows, for all the considered cranial and mandibular parameters, superior means than the rest of the studied samples. Only IFL, IOW and NW are higher in AL, while AH and MHM_2 are higher in MC. The specimens coming from Asturias are, considering their means, those showing smaller skull measurements with the exception of UMSc, UMSa, LMSc, LMSa and ZW whose minimal values correspond to AL (for the first three parameters) and MC (for the other ones). These populations present intermediate skull and mandible sizes in comparison with the Iberian populations.

To evaluate the affinity among the different populations for each one of the considered cranial and mandibular parameters, the Student-Newman-Keuls test has been used (Table 2). The final results have been represented on diagrams, underlining those samples whose averages are not significantly heterogeneous. The diagrams point out scarce biometric affinities between VA and AS, given that, in general, they both show the highest and lowest values of the analyzed samples. This circumstance is obvious when special attention is paid to parameters that make reference to diverse cranial and mandibular lengths. On the other hand, skull similarities between MC and AL are also evident in most measurements.

The relationships between these last populations and the ones coming from the Iberian Peninsula vary according to the parameters we are considering; nevertheless, the analysis reveals, in a high percentage of cases, the independence of skull measurements between both samples.

Although results are widely commented at the end of this study, we must mention here that the observations done on this point openly question the biometric homogeneity among the different forms attributed to the subspecies *A. t. monticola* up to this moment, because the degree of differentiation detected between the samples coming from Asturias and the Pyrenees is even higher than the differentiation each one of them shows with respect to *A. t. exitus* from the Alps and the Massif Central. Also, we can easily deduce from the results the obvious similarity the metrical values of skull and mandible show among these last populations.

With the aim of corroborating such observations, a general evaluation of diverse cranial and mandibular parameters has been carried out with a canonical analysis of populations. The variables used in it are: CBLb, CL, UDL, IFL, NL, UMSa, CH, IOW, NW, OW, AH, ML, LMSa and MHM_2.

The eigenvalues of the matrices of covariances among populations in respect to the matrices of covariances inside the populations, as well as the percentage of variability accumulated for each one of the canonical axes, are:

Eigenvalues:	2.05	6.19	0.86
Accumulated percentage:	63.30	95.46	100

Given that the two first axes practically absorb all the variability we have estimated them to be enough for the graphic representation of the populations.

The correlations between the observed and the canonical variables are shown in Table 3. Looking at the first canonical axis (V_1) (axis with maximum discriminating power, accumulating 63.30 % of variability) we can see that CH and, in a lesser degree, UDL and NL are the variables showing a maximum value in V_1 and, therefore, most influence the discrimination among populations.

The canonical coordinates of the centroid and the radius of the confidential regions (calculated with a coefficient of reliability of a 90 %) of each sample, are shown in Table 4. As we can deduce from the canonical representation (Figure 3), AL and MC show relatively close centroids as well as a wide overlapping of their confidential regions. VA is clearly separated from these samples although looking at the first canonical axis, the proximity between them is clear. The specimens from Asturias are, nevertheless, clearly separated from the other samples. This isolation

Table 1: Measurements (in mm) of *Arvicola terrestris*. AL: Alps; MC: Massif Central; VA: Valle de Arán; AS: Asturias.

		n	$\bar{x}$	s	min.	max.
HBL	VA	133	156.50	9.938	132.0	175.0
	AS	59	140.72	7.488	122.0	159.5
TL	VA	133	68.76	4.981	54.0	80.5
	AS	59	59.61	4.614	49.0	71.0
RFL	VA	133	28.27	0.901	22.5	29.5
	AS	59	24.07	0.887	22.0	26.0
EL	VA	133	12.22	0.777	10.0	14.0
	AS	59	12.38	0.887	11.0	14.0
CBLa	AL	37	32.63	1.185	30.2	35.6
	MC	28	32.82	1.172	31.1	35.3
	VA	134	34.10	1.461	30.8	36.6
	AS	60	31.38	0.834	30.1	33.6
CBLb	AL	37	33.08	1.242	31.1	36.2
	MC	28	33.45	1.305	31.5	36.0
	VA	134	34.54	1.576	31.1	37.2
	AS	59	31.76	0.906	30.5	33.9
CL	AL	36	19.86	0.686	18.0	21.2
	MC	28	19.86	0.730	18.5	21.6
	VA	140	20.51	0.802	18.7	22.6
	AS	59	19.73	0.546	18.7	21.2
CIL	AL	31	34.70	1.304	32.4	37.5
	MC	26	34.82	1.412	32.7	37.8
	VA	132	36.12	1.761	32.2	38.9
	AS	59	33.25	1.079	30.8	36.0
UDL	AL	38	12.26	0.514	11.4	13.3
	MC	50	12.51	0.799	11.2	14.3
	VA	136	12.75	0.739	11.1	14.4
	AS	60	11.40	0.445	10.3	12.5
IFL	AL	38	5.06	0.443	4.2	6.2
	MC	54	4.97	0.429	3.8	5.8
	VA	137	4.85	0.396	3.7	6.2
	AS	60	4.51	0.347	3.8	5.4
UIL	AL	31	7.85	0.662	6.7	9.5
	MC	39	7.42	0.672	6.4	8.9
	VA	135	8.18	0.772	6.0	9.9
	AS	54	6.32	0.710	5.0	7.6
NL	AL	38	9.31	0.558	8.2	10.7
	MC	44	9.74	0.634	8.6	11.1
	VA	134	9.97	0.558	8.4	11.0
	AS	60	8.83	0.397	7.9	9.7
NIL	AL	38	20.06	0.685	18.3	21.7
	MC	32	20.32	0.769	18.5	21.8
	VA	136	20.91	0.671	19.6	22.8
	AS	60	19.63	0.502	18.4	21.1
NOL	AL	36	23.05	0.763	21.0	25.2
	MC	30	23.21	0.838	21.1	25.2
	VA	136	23.95	0.819	22.2	25.7
	AS	60	22.52	0.534	21.2	23.7

		n	$\overline{x}$	s	min.	max.
UMSa	AL	37	8.07	0.317	7.4	8.8
	MC	58	8.11	0.435	7.3	9.0
	VA	142	8.47	0.330	7.6	9.2
	AS	60	8.16	0.254	7.7	8.9
UMSc	AL	37	7.80	0.332	7.0	8.5
	MC	58	7.83	0.453	6.9	8.9
	VA	141	8.20	0.370	7.2	9.1
	AS	60	7.93	0.249	7.5	8.7
CH	AL	38	10.08	0.419	9.4	11.3
	MC	28	10.37	0.485	9.4	11.3
	VA	139	10.64	0.452	9.5	11.9
	AS	59	9.50	0.301	9.0	10.2
CHb	AL	31	11.86	0.463	10.8	12.9
	MC	24	12.37	0.418	11.7	13.1
	VA	133	12.66	0.438	10.8	14.0
	AS	59	11.80	0.337	11.1	12.4
IFH	AL	36	4.70	0.417	3.8	5.7
	MC	40	4.69	0.468	3.4	5.8
	VA	140	5.04	0.557	3.9	6.6
	AS	60	4.46	0.361	3.7	5.3
IOW	AL	38	4.45	0.274	3.6	5.0
	MC	35	4.36	0.351	3.7	5.2
	VA	141	4.40	0.231	3.4	5.0
	AS	59	4.23	0.180	3.8	4.7
NW	AL	38	3.85	0.234	3.4	4.4
	MC	51	3.81	0.324	3.1	4.3
	VA	136	3.58	0.249	3.1	4.1
	AS	60	3.49	0.185	3.2	4.1
OW	AL	36	15.77	0.648	14.6	17.1
	MC	36	15.95	0.602	14.6	17.1
	VA	137	16.42	0.765	14.6	17.9
	AS	59	15.21	0.546	14.0	16.6
ZW	AL	29	21.68	1.049	19.8	23.6
	MC	21	20.11	1.220	18.1	23.0
	VA	129	22.04	1.147	19.2	24.3
	AS	57	20.15	0.668	18.7	21.9
ML	AL	38	22.76	0.724	21.6	24.3
	MC	51	23.18	1.256	20.0	25.1
	VA	142	23.71	1.030	21.5	25.7
	AS	59	22.30	0.702	20.8	24.0
LMSa	AL	38	8.27	0.387	7.4	9.0
	MC	59	8.15	0.451	7.2	9.1
	VA	142	8.42	0.341	7.7	9.2
	AS	60	8.32	0.306	7.6	9.1
LMSc	AL	38	7.99	0.390	7.2	8.8
	MC	58	8.00	0.461	7.1	9.0
	VA	142	8.30	0.343	7.6	9.2
	AS	60	8.13	0.312	7.5	9.0
AH	AL	38	11.05	0.468	10.3	12.1
	MC	55	11.39	0.697	9.8	12.5
	VA	142	11.26	0.651	9.7	13.0
	AS	60	10.88	0.436	9.9	12.1
MHM$_2$	AL	38	5.02	0.307	4.6	5.9
	MC	60	5.03	0.380	4.0	5.8
	VA	142	4.94	0.294	4.2	5.6
	AS	60	4.74	0.229	4.3	5.4

Table 2: Individual comparisons between pairs of samples according to Tukey's method in *Arvicola terrestris*. AL: Alps; MC: Massif Central; VA: Valle de Arán; AS: Asturias. +: $p < 0.05$; + +: $p < 0.01$; 0: not significative differences; —: without data. S-N-K: results of the Student-Newman-Keuls test.

	AS-VA	AS-MC	AS-AL	VA-MC	VA-AL	MC-AL	S-N-K $<\bar{x}<$
HBL	+ +	—	—	—	—	—	AS VA
TL	+ +	—	—	—	—	—	AS VA
RFL	+ +	—	—	—	—	—	AS VA
EL	+ +	—	—	—	—	—	AS VA
CBLa	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
CBLb	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
CL	+ +	0	0	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
CIL	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
UDL	+ +	+ +	+ +	0	+ +	0	AS AL MC VA
IFL	+ +	+ +	+ +	0	+	0	AS VA MC AL
UIL	+ +	+ +	+ +	+ +	0	0	AS MC AL VA
NL	+ +	+ +	+ +	0	+ +	+ +	AS AL MC VA
NIL	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
NOL	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
UMSa	+ +	0	0	+ +	+ +	0	AL MC AS VA
UMSc	+ +	0	0	+ +	+ +	0	AL MC AS VA
CH	+ +	+ +	+ +	+	+ +	+	AS AL MC VA
CHb	+ +	+ +	0	+ +	+ +	+ +	AS AL MC VA
IFH	+ +	0	0	+ +	+ +	0	AS MC AL VA
IOW	+ +	+	+ +	0	0	0	AS MC VA AL
NW	0	+ +	+ +	+ +	+ +	0	AS VA MC AL
OW	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
ZW	+ +	0	+ +	+ +	0	+ +	MC AS AL VA
ML	+ +	+ +	0	+ +	+ +	0	AS AL MC VA
LMSa	0	0	0	+ +	0	0	MC AL AS VA
LMSc	+	0	0	+ +	+ +	0	AL MC AS VA
AH	+ +	+ +	0	0	0	+	AS AL VA MC
MHM$_2$	+ +	+ +	+ +	0	0	0	AS VA AL MC

Table 3: Correlation between the observable (rows) and the canonical variables (columns) in *Arvicola terrestris.*

	V_1	V_2	V_3
CBLb	0.39	—0.26	0.14
CL	0.15	—0.22	0.19
UDL	0.48	—0.11	0.11
IFL	0.25	0.15	0.39
NL	0.47	—0.29	—0.20
UMSc	0.04	—0.39	0.04
CH	0.61	—0.30	0.05
IOW	0.16	0.11	0.36
NW	0.26	0.44	0.05
OW	0.36	—0.24	0.26
ML	0.31	—0.26	—0.04
LMSc	—0.03	—0.32	0.22
AH	0.21	—0.02	—0.27
MHM_2	—0.09	—0.06	0.08

Table 4: Canonical coordinates of the centroid and the radius of the confidential regions of each analyzed sample of *Arvicola terrestris.* AL: Alps; MC: Massif Central; VA: Valle de Arán; AS: Asturias.

sample	N	V_1	V_2	V_3	radius
AL	29	11.69	—6.57	13.97	0.68
MC	17	12.66	—7.26	12.71	1.17
VA	111	12.50	—9.86	13.58	0.46
AS	50	8.37	—8.23	13.23	0.68
Total	207	11.31	—7.98	13.37	

is higher with respect to the sample belonging to the same subspecies (VA). Due to this circumstance, the populations belonging to a *A. t. exitus* occupy in the diagram an intermediate position with respect to the Iberian samples, being, nevertheless, somewhat nearer to VA than to AS. The canonical diagram also shows that the disposition of the samples is, in general, coincidental with the geographical distribution of the different populations. Taking this circumstance into account and looking at the obtained metrical values (Table 1), it is possible to deduce an increase of the skull size going south that reaches highest values in the Pyrenean populations. Within the Iberian Peninsula, the western populations show smaller skull and mandible sizes.

Looking at the taxonomic position of the populations and according to the results obtained in all the different types of analysis, the following considerations can be made:

The vinculation between MC and AL is evident because of the proximity of their centroids and the overlapping of the confidential areas in the canonical analysis. These results show a very clear similarity in skull size between these samples, which has been deduced parting from the scarce significant differences detected in comparing the average values of the whole of the considered parameters.

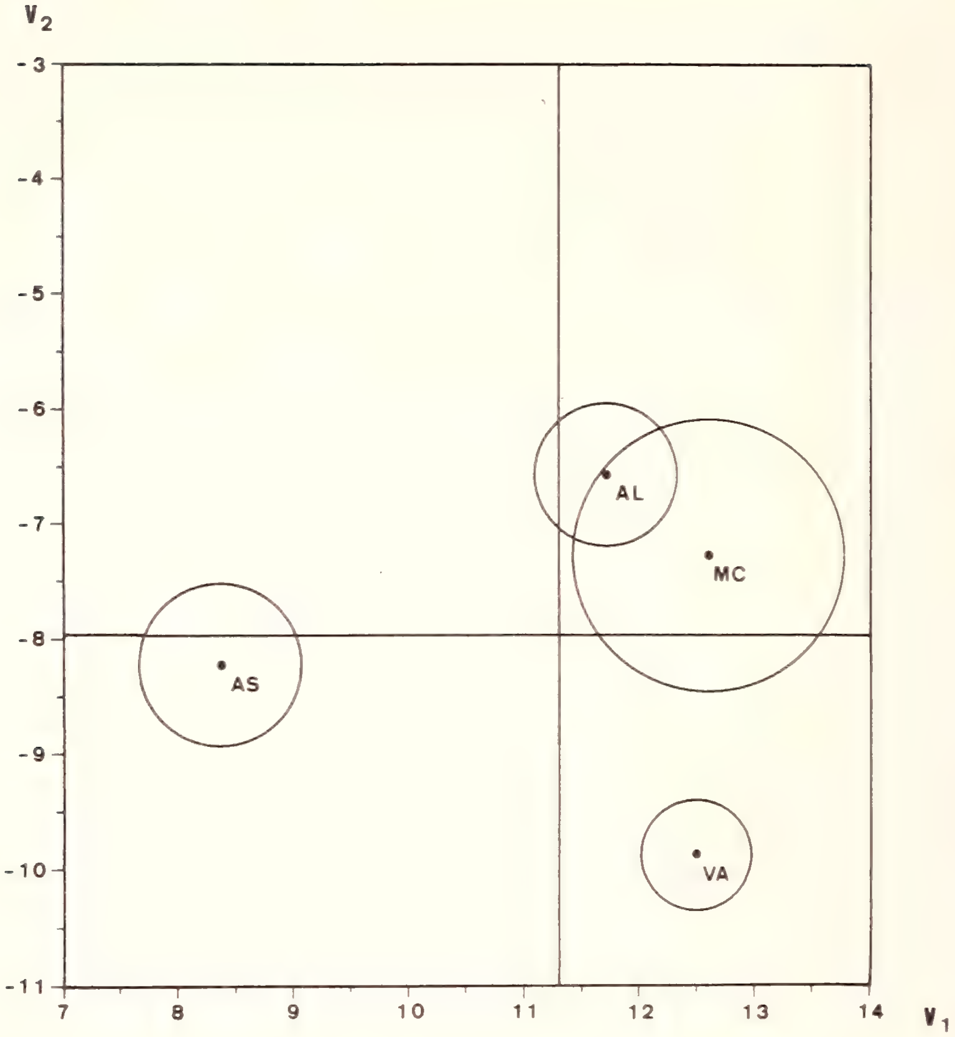


Fig. 3: Canonical representation of the analyzed samples of *Arvicola terrestris*. AL: Alps; MC: Massif Central; VA: Valle de Arán; AS: Asturias.

Such results induce to attribute the specimens from the Massif Central to the subspecies *A. t. exitus* (meaning *A. t. scherman*), results that widely coincide with the present conception of morphological groups established in France by Spitz & Morel (1972), and generally accepted in the last reviews of *A. terrestris* of this country (Le Louarn & Saint-Girons, 1977; Baudoin, 1984).

The differences detected in the size of the skull and, consequently, the spacing out of the centroids and the independence of the confidential regions that VA and MC show in the canonical representation, as well as the geographical isolation between them, induces us to keep the subspecific independence of the Pyrenean forms with respect to the populations attributed to *A. t. exitus*. Nevertheless, the canonical analysis shows there is a closer relationship between the Pyrenean forms of *A. terrestris* and *A. t. exitus* from the Massif Central, than the relationship existing between those and the populations from the northwestern part of Spain. These results give a logical explanation to the diverse interpretations that can be found in the bibliography on the taxonomic identity of the populations from the Massif Central (Miller, 1912; Hinton, 1926; Cantuel, 1943; Didier, 1943; Reichstein, 1963).

The distance that AS shows in the canonical diagram with respect to the other samples and, specially, with respect to the Pyrenean one, induces us to review the taxonomic status of the Iberian populations. The extreme position they adopt in the canonical representation is a clear evidence of the marked biometric differences existing between both. Thus, while the specimens from VA show greater skull and mandible sizes, AS show, for most of the considered parameters, the lowest average values, being even lower than the values of *A. t. exitus*, which is considered to the present, to be the smallest subspecies of *A. terrestris*. With respect to the somatic values (not included in the canonical analysis), it must be pointed out that the Pyrenean specimens show, compared to those from Asturias, significantly higher average values (Table 2).

Such results demand a detailed evaluation of the biometric differences among the populations which would allow to distinguish, in a more or less accurate way, each one of the Iberian samples we studied and would clearify the characteristics that prove to have a higher discriminating power. For this, a discriminating canonical analysis was carried out between AS and VA, parting from the following variables: CBLb, CL, CIL, UDL, IFL, UIL, NL, NIL, NOL, UMSa, CH, CHb,IFH, IOW, OW, NW, ZW, AH, ML, LMSa, MHM_2. In this analysis we have included the juvenile specimens. Based on these variables a discriminant function was designed according to the method exposed by Jennrich & Sampson (1983).

Once the analysis was concluded, the selected variables according to their discriminant power were: CH, LMSa, NL, IOW, AH, UIL, UMSa and NIL.

Later on, each specimen was classified based on the obtained canonical coefficients for every variable, in each of the corresponding groups (Jennrich & Sampson, 1983). The results obtained from this analysis are shown as a classification matrix in which the number of specimens classified in each group and the percentage of correct classifications are detailed:

	correct percentage	Asturias group	V. Aran group
Asturias	100	67	0
V. Aran	98.4	2	124
Total	99.0	69	124

As can be observed, the percentage of discrimination obtained based on the mentioned variables is 99 %. The distribution of the number of specimens for each sample over the canonical axis is shown in Figure 4. The standardized coefficient for the canonical variables gave the following results: UIL = —0.38705; NL = —0.86919; NIL = —0.30276; UMSa = —1.48083; CH = —2.04494; IOW = —1.62351; AH = 0.95963; LMSa = 3.01348; constant = 21.75069. The evaluated canonical variables over the averages of each group are: Asturias: 2.87903; Valle de Arán: —1.53091.

The obtained discriminant canonical function is the following: $d = -0.38705 \cdot UIL - 0.86919 \cdot NL - 0.30276 \cdot NIL - 1.48083 \cdot UMSa - 2.04494 \cdot CH - 1.62351 \cdot IOW + 0.95963 \cdot AH + 3.01348 \cdot LMSa + 21.75069$.

The determination criteria is a geometrical one: the canonical coordinates have been taken for the individual average of each group (Valle de Arán: $k_1 = -1.53091$; Asturias: $k_2 = 2.87903$). A specimen is assigned to the canonical group whose individual value is closer to the average value of the group. Given that the canonical variable is adjusted so that the variances among groups are the same, when the function is evaluated for the introduction of a new specimen, if $d < 0.67406$ ((k_1 +

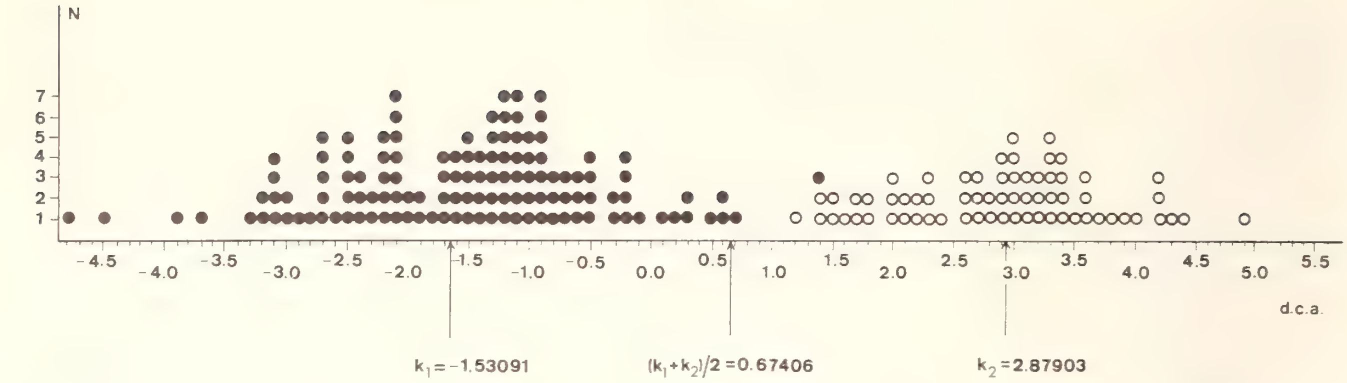


Fig. 4: Distribution of the specimens of *Arvicola terrestris* from the Valle de Arán (●) and Asturias (○) in the discriminant canonical axis (d. c. a.). k_1, k_2: canonical variables evaluated over the averages of each group.

k_2)/2), then it must be considered to belong to the Pyrenean and if d >0.67406 it must be included in the population from Asturias. The overlapping in the distribution on the canonical axis is due to the presence of juvenile specimens in the Pyrenean sample.

As can be deduced from the results, the discrimination between the Iberian populations attributed at present to *A. t. monticola* is very clear. Based on the very accentuated divergences between both in the variables UIL, NL, NIL, UMSa, CH, IOW, AH and LMSa it is possible to differentiate the specimens from Asturias from the Pyrenean ones, due to the significantly higher sizes that the latter show in the mentioned parameters.

In the Iberian Peninsula, there is a decrease in size towards the west. Such a variation, nevertheless, the proven absence of the species in a large part of the Basque Country and in the northwest of Navarra as well, determines, as was mentioned before, the division of the areas where *A. terrestris* dwells in three independent groups of populations.

Considering the definition of subspecies given by Mayr (1969) ("A subspecies is an aggregate of phenotypically similar populations of a species, inhabiting a geographic subdivision of a range of a species") it can be observed that the conditions given by this author are accomplished in the Iberian populations of *A. terrestris* according to what has been exposed (phenotypical differentiation — read biometric — and geographical independence). Thus, the existence of two differentiated morphological groups can be admitted and should be considered as different subspecies.

With the aim of complementing the biometrical observations, we have proceeded to carefully examine the morphology of the skull of the specimens of *A. terrestris* from Asturias and the Valle de Arán. The comparative study carried out with adult specimens has allowed to detect a series of morphological differences that were constant in the studied samples.

Such traits can be seen in Figure 5 and are the following:

— The specimens from Asturias have, in comparison to those from the Pyrenees, a squamous forming a large square-angle protrusion in the superior margin of the postorbitary region. The Pyrenean specimens also have a small protuberance approximately in the middle of this region (Fig. 5 a). This trait clearly manifests itself in the

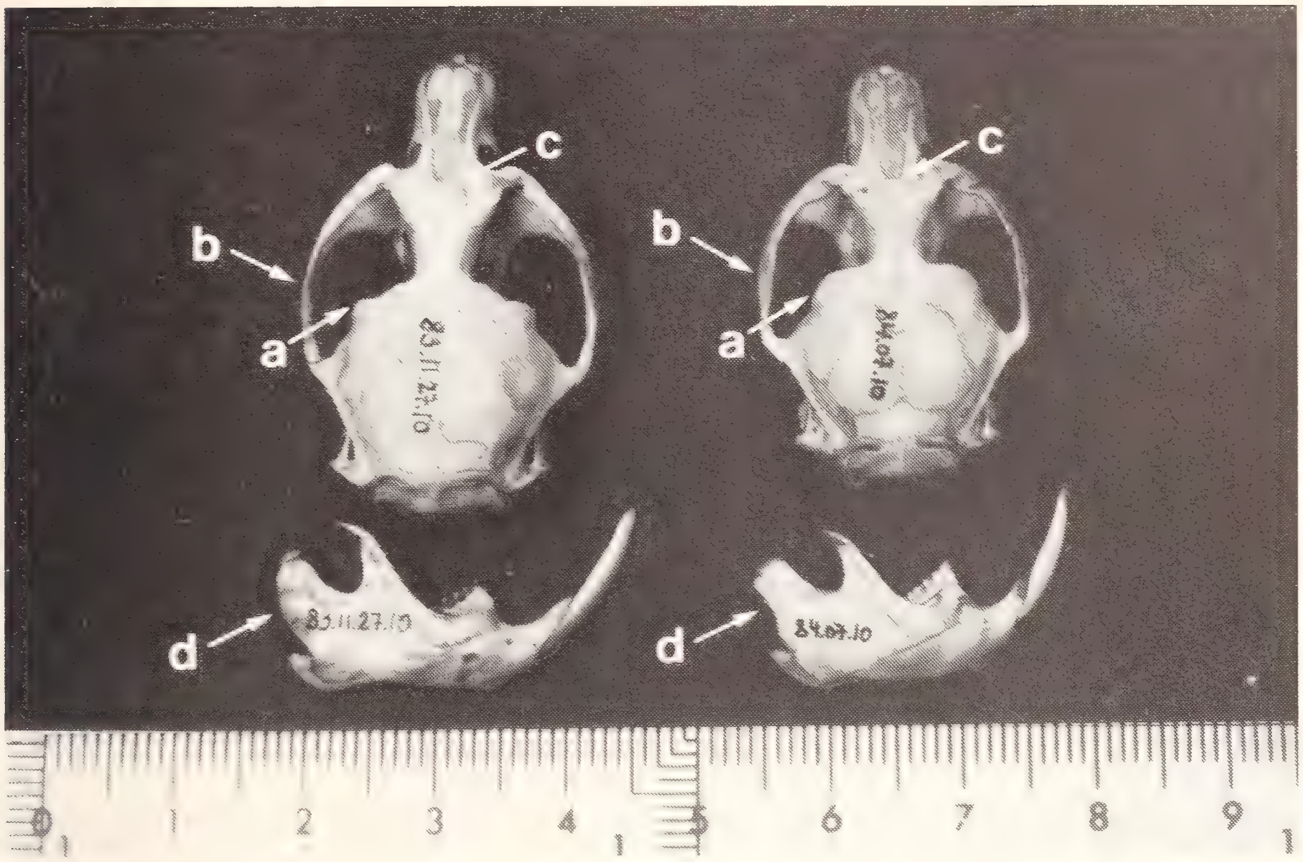


Fig. 5: Cranium and mandible of *Arvicola terrestris* from the Valle de Arán (left) and Asturias (right). Explanation in text.

whole sample and constitutes a basic criteria when the morphological differentiation of the skull must be established between both populations.

— The Pyrenean specimens have the zigomatics more arched in comparison to the sample from Asturias, given that in the latter, a lateral flattening of the arches can be observed in the areas more distant from the skull axis. This circumstance gives the specimens from the Iberian northwest an apparently rectangular skull outline compared to the ones from the Valle de Arán, showing a more rounded outline (Fig. 5b). This morphology is also constant in all the specimens under study.

— The proximal margin of the nasals is straight in the Asturian specimens and pointed in the Pyrenean ones (Fig. 5c).

— The specimens from Asturias have the articular branch of the mandible with a wider base in comparison to those from the Pyrenees. Likewise, while in these latter the shape of the upper half of this branch is clearly irregular, in the Asturian specimens this part has a rectangular shape (Fig. 5d). This feature together with the one pointed out in the previous section show, unlike the two first ones, a higher individual variability in both samples.

All these differential features strengthen the observations explained previously referring to the division of the Iberian populations of *A. terrestris* in two independent subspecific unities, given that, together with zoogeographical considerations and discriminating criteria of a biometrical order, there are a series of morphological features at cranial and mandibular level that allow to clearly distinguish the samples corresponding to the population groups attributed to this point to the same subspecies.

Table 5: Measurements (in mm) of the holotype and the paratypes of *Arvicola terrestris* n. subsp. from Ribadesella (Asturias, Spain).

number	sex	HBL	TL	RFL	EL	CBLa	CBLb	CL	CIL	UDL	IFL	UIL	NL	NIL	NOL
84.07.10	♂	142.0	60.0	25.0	12.0	31.8	32.0	19.1	33.1	11.1	4.9	7.0	9.3	18.8	22.0
84.07.11	♂	134.0	62.0	25.0	11.0	31.2	31.2	20.1	32.8	11.3	4.7	7.5	8.7	19.8	22.6
84.07.16	♂	136.0	54.0	24.0	12.0	30.5	30.9	19.5	32.1	10.9	4.8	6.7	8.4	19.6	22.3
84.07.24	♂	157.0	70.0	24.0	11.0	33.6	33.9	20.0	35.8	11.9	5.4	7.0	9.1	20.2	23.4
84.07.26	♀	140.0	59.5	24.0	13.0	30.1	30.3	19.7	31.5	10.3	4.6	5.3	8.2	19.2	22.3
84.07.27	♀	153.5	65.0	25.0	13.0	33.2	33.9	20.6	34.9	11.7	4.9	5.6	9.4	21.1	23.7
84.07.28	♀	145.0	63.0	23.0	12.0	31.9	32.0	19.7	34.2	12.2	5.1	7.2	9.1	19.4	22.2
84.07.06	♂	127.0	44.0	22.0	11.0	28.5	28.7	18.4	30.1	10.3	4.6	6.6	8.1	18.3	20.8
84.08.20	♀	122.0	50.0	24.0	13.0	29.2	29.7	18.5	30.6	10.6	4.0	5.3	8.1	18.8	21.4
84.08.26	♀	126.0	45.0	22.0	13.0	28.8	29.0	17.9	30.2	10.2	3.7	6.5	8.4	18.3	20.7
		UMSa	UMSc	CH	CHb	IFH	IOW	NW	OW	ZW	ML	LMSa	LMSc	AH	MHM$_2$
84.07.10	♂	8.4	8.0	9.6	11.7	4.5	4.1	3.4	15.4	20.6	22.4	8.4	8.2	11.3	5.0
84.07.11	♂	8.4	8.2	9.6	12.0	4.7	4.3	3.3	15.2	20.4	22.3	8.4	8.2	10.9	4.6
84.07.16	♂	7.7	7.7	9.1	11.3	4.0	4.3	3.4	15.0	19.7	21.2	7.8	7.5	10.3	4.6
84.07.24	♂	8.9	8.7	10.2	12.3	4.7	4.4	3.7	16.3	21.8	23.6	9.1	8.8	11.5	5.1
84.07.26	♀	8.2	7.8	9.3	11.2	4.6	4.3	3.2	14.3	19.2	21.3	8.1	8.1	10.4	4.7
84.07.27	♀	8.5	8.3	10.0	12.1	4.6	4.1	3.6	16.2	21.0	23.1	8.6	8.6	11.0	5.0
84.07.28	♀	8.3	8.1	9.3	11.7	4.2	4.0	3.8	15.7	20.9	23.1	8.6	8.4	11.1	4.7
84.07.06	♂	7.9	7.6	9.0	11.3	4.0	4.3	3.1	13.4	18.0	20.1	7.9	7.8	9.3	4.0
84.08.20	♀	7.8	7.7	9.1	11.2	3.9	4.3	3.2	14.2	18.6	20.6	7.9	7.5	10.0	4.4
84.08.26	♀	7.5	7.3	8.7	11.0	3.5	4.2	3.1	13.5	18.4	20.3	7.5	7.5	9.9	4.4

According to these considerations we consider appropriately to divide the Iberian populations grouped at present under the common denomination of *A. t. monticola* in two independent subspecific unities. Given that the name *monticola* was given for the first time by de Sélys-Longchamps (1838) to a sample from St. Bertrand de Comminge (Hautes-Pyrenées, France), this denomination may be kept for the Pyrenean populations. The populations distributed along the Cantabrian range of mountains as far as Galicia, are attributed to:

Arvicola terrestris cantabriae n. subsp.

Holotype: Nr. 87.07.10, ♂ (skull), adult; surrounding areas of Ribadesella (Asturias, Spain), leg. M. Braña, July 1984. Measurements in Table 5.

Paratypes: Nrs. 84.07.11, 84.07.16 and 84.07.24, 3 ♂ (skull), adults; Nrs. 84.07.26, 84.07.27 and 84.07.28, 3 ♀ (skull), adults; Nr. 84.07.06, 1 ♂ (skull), juvenile; all same data as holotype. Nrs. 84.08.20 and 84.08.26, 2 ♀ (skull), juveniles, August 1984. Measurements in Table 5.

The holotype and the paratypes are stored in the Department of Animal Biology (Vertebrates), Faculty of Biology, University of Barcelona. Paratype Nr. 84.07.26 is stored in the Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK 89.58).

Diagnosis: Distinguished from *A. t. monticola* by its smaller body, skull and mandible. In the skull, the squamous forms a large square-angle protrusion in the superior margin of the postorbitary region (Fig. 5a), the zygomatic arches are lateraly flattened (Fig. 5b) and the rear margin of the nasal forms a square-angle in relation to the internasal suture (Fig. 5c). The articular branch of the mandible has a wider base and its upper half has a rectangular shape (Fig. 5d).

Measurements: Table 1.

Distribution: Cantabrian range of mountains, from the Sierra de los Ancares (Lugo) to northwestern Vizcaya.

Etymology: Corresponds to the distribution area.

Acknowledgements

The authors wish to express their gratitude to Dr. R. Hutterer and Prof. Dr. J. Niethammer (Bonn) for the possibility to study the samples of *A. terrestris* deposited in the Alexander Koenig Museum in Bonn. To Mr. M. Braña (Oviedo) and Dr. E. L. Petavy (Lyon) for the granting of specimens from Asturias and the Massif Central respectively; to Dr. R. Guigó for his advice on statistical and data processing matters.

Zusammenfassung

Es wurde eine morphometrisch vergleichende Untersuchung zwischen verschiedenen Populationen der Ostschermaus *Arvicola terrestris* aus Mittel- und Südwesteuropa durchgeführt. Es standen 304 Exemplare zur Verfügung: 32 aus dem französischen Zentralmassiv, 40 aus der Schweiz und Liechtenstein, 82 aus Ribadesella (Asturias, Spanien), 150 aus dem Valle de Arán (Lérida, Spanien). Daraus lassen sich folgende Schlüsse ziehen. 1. Die Populationen aus dem französischen Zentralmassiv gehören tatsächlich zur Unterart *A. t. exitus* bzw. *A. t. scherman*. 2. Die Populationen aus den Pyrenäen sind unterartlich gegenüber jenen aus dem französischen Zentralmassiv getrennt. 3. Die pyrenäischen Populationen zeigen signifikant größere Körper- und Schädelmaße als jene aus der Kantabrischen Gebirgskette. Außerdem lassen sich beide Populationsgruppen anhand von morphologischen Merkmalen recht gut unterscheiden. Es kommt noch dazu, daß beide Gruppen allopatrisch sind. Somit ist es gerechtfertigt, das Vorkommen von zwei verschiedenen Unterarten der Ostschermaus auf der iberischen Halbinsel zu erkennen. Jene aus den Pyrenäen muß *A. t. monticola* de Sélys-Longchamps, 1838 genannt werden. Jene aus der Kantabrischen Gebirgskette wird hier neu benannt: *A. t. cantabriae* n. subsp. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom nordwestlichen Teil Vizcayas bis zur Sierra de los Ancares (Lugo).

References

Álvarez, J., J. M. Faus, E. Castién & I. Mendiola (1985): Atlas de los Vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. — Gobierno Vasco, Bilbao.

Baudoin, C. (1984): Le Campagnol amphibie, *Arvicola sapidus*. Le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris*. — In: Atlas des Mammifères sauvages de France, 162—165. Fayard Ed., Paris.

Cantuel, P. (1943): Contribution à l'étude du genre *Arvicola* (Lacépède). — Mammalia 7 (3—4): 115—117.

Castién, E. (1984): Contribución al conocimiento de la ecología y distribución de los micromamíferos de Álava, Guipúzcoa, Navarra y Vizcaya. — Tesis de Licenciatura. Universidad de Santiago de Compostela.

Cuadras, C. M. (1981): Métodos de análisis multivariante. — Eunibar, Barcelona.

Davidson, M. & J. Toporek (1983): General Univariate and Multivariate Analysis of Variance and Covariance, Including Repeated Measures (URWAS). — In: Dixon, W. J. (ed.): BMDP Statistical Software, 388—412. University of California Press, Berkeley, Los Angeles and London.

Didier, R. (1943): L'os pénien des Campagnols de France du Genre *Arvicola*. — Mammalia 7 (2): 74—79.

Dixon, W. J. (1983): Description of Groups (Strata) with Histograms and Analysis of Variance. — In: Dixon, W. J. (ed.): BMDP Statistical Software, 105—115. University of California Press, Berkeley, Los Angeles and London.

Engels, H. (1975): Zur Kennzeichnung der spanischen Schermaus (*Arvicola terrestris monticola* de Sélys-Longchamps, 1838). — Z. Säugetierk. 40: 372—377.

Garzón-Heydt, J., S. Castroviejo & J. Castroviejo (1971): Notas preliminares sobre la distribución de algunos micromamíferos en el norte de España. — Säugetierkdl. Mitt. 19 (4): 217—222.

Gosálbez, J. (1976): Contribución al conocimiento de los roedores del nordeste de la Península Ibérica y su interés biológico. — Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

Heim de Balsac, H. & F. de Beaufort (1969): Contribution à l'étude des micromammifères du Nord-Ouest de l'Espagne (Santander, Asturias, Galicia, León). — Mammalia 33 (4): 630—658.

— & R. Guislain (1955): Evolution et spéciation des campagnols du genre *Arvicola* en territoire français. — Mammalia 19: 367—390.

Hinton, M. A. (1926): Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae). — British Museum (Natural History), London.

Jennrich, R. & P. Sampson (1983): Stepwise Discriminant Analysis. — In: Dixon, W. J. (ed.): BMDP Statistical Software, 519—537. University of California Press, Berkeley, Los Angeles and London.

Le Louarn, H. & M.-C. Saint-Girons (1977): Les Rongeurs de France. Faunistique et biologie. — INRA, Paris.

Mayr, E. (1969): Principles of Systematic Zoology. — MacGraw-Hill, New York.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. — British Museum (Natural History), London.

Morel, J. (1981): Le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.) en Suisse: Biologie et Systématique (Mammalia, Rodentia). — Thèse de Doctorat. Université de Lausanne.

Niethammer, J. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. — Z. Säugetierk. 29 (4): 193—220.

— & F. Krapp, Eds., (1978): Handbuch der Säugetiere Europas 1. — Akad. Verlagsges., Wiesbaden.

Parker, R. E. (1981): Estadística para biólogos. — Ed. Omega, Barcelona.

Reichstein, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacépède 1799. — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 1 (1—2): 155—204.

— (1982): Gattung *Arvicola* Lacépède, 1799. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas 2, 209—252. Akad. Verlagsges., Wiesbaden.

Sélys-Longchamps, de (1838): Revue Zoologique. p. 249. Cit. Miller (1912).

Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1979): Biometría. — Ed. Blume, Barcelona.

Spitz, F. & J. Morel (1972): Étude de la morphologie crânienne des grands Campagnols (*Arvicola terrestris*) par l'analyse factorielle des correspondances. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sc., Paris, Série D 275: 771—774.

Ventura, J. (1988): Contribución al conocimiento del género *Arvicola* Lacépède, 1799, en el nordeste de la Península Ibérica. — Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

Vericad, J. R. (1970): Estudio faunístico y biológico de los Mamíferos montaraces del Pirineo. — P. Cent. pir. Biol. exp. Vol. 4, Jaca, 231 pp.

Warmerdam, M. (1982): Numeri-taxonomische studie van de twee vormen van de Woelrat *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) in Nederland en Belgie. — Lutra 24 (2): 33—66.

Dr. Jacint Ventura, Departamento de Biología Animal (Vertebrados), Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, Av. Diagonal 645, 08028-Barcelona, Spain. — Prof. Dr. Joaquim Gosálbez, Departamento de Biología Animal, Cátedra de Vertebrados, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Ciudad Universitaria, 28040-Madrid, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 243—248	Bonn, Dezember 1989

The correct name, species diagnosis, and distribution of the Sicilian shrew

P. Vogel, R. Hutterer & M. Sarà

Abstract. New karyological and morphological data show that Sicily, the Egadi Islands, Malta and Gozo are (ore were) inhabited by a particular species of *Crocidura*, for which the name *Crocidura sicula* Miller, 1901 is available. The species is briefly diagnosed and described and a new key to the European species of *Crocidura* is presented.

Key words. Mammalia, Soricidae, *Crocidura sicula*, Mediterranean Islands.

The discovery of a new karyotype not shared by any other European *Crocidura* species (Vogel 1988) once again raised the question of the correct status of the white-toothed shrews of Sicily and surrounding archipelagos. We do not wish to repeat all the different views about these animals here; table 1 shows the variety of taxonomic opinions expressed in the scientific literature from 1879 to present.

Table 1. Species allocations of white-toothed shrews of Sicily and adjoining islands expressed in the literature since 1879. According to the authors' results, all populations belong to the same species.

Taxon/Island	Sicily	Egadia Is.	Malta	Gozo
sicula	x			
caudata	x			
suaveolens	x	x	x	x
russula	x		x	x
leucodon	x			

The new karyotype (2 n = 36, NF = 56) revealed the existence of a different species in Sicily, but its correct name had still to be fixed. It remained also unclear whether there occurs more than one species of *Crocidura* in Sicily, a view adopted by Vesmanis (1976) in a recent taxonomic study of the *Crocidura* species of Sicily.

In this note we present a solution of the problem, to which we came almost independently with different approaches and methods, including morphological and statistical studies of recent and fossil materials as well as karyological and biochemical techniques.

Our main results are as follows:

— We found no evidence for the presence of more than one species of *Crocidura* in Sicily. A multivariate analysis of skull measurements along an east-west and a noth-south gradient showed no biometrical differences (Sarà et al., in prep.). We therefore conclude that all available specimens belong to the same taxon, confirming the interpretation of Contoli et al. (1989). The holotypes of the two species described from

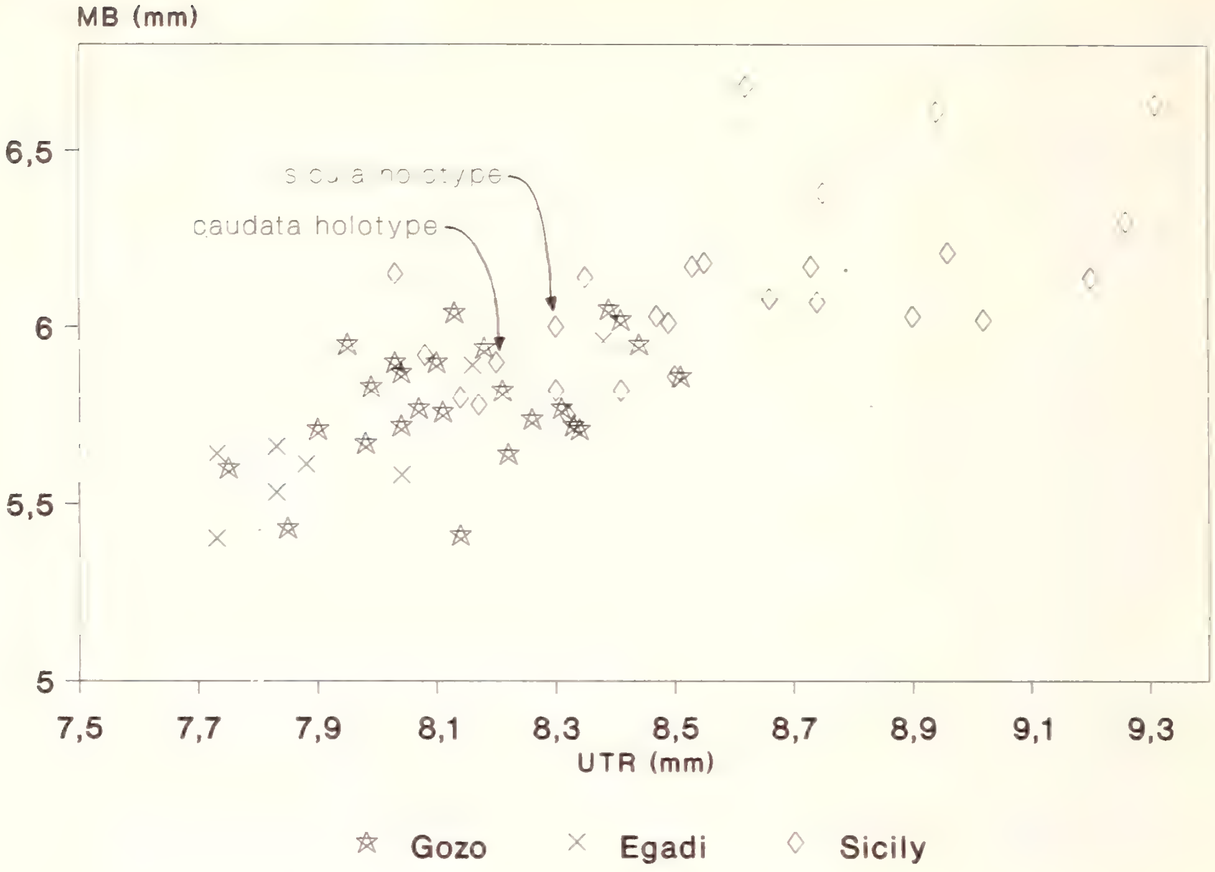


Fig. 1: A bivariate scatter diagram of upper toothrow length (UTR) and maxillary breadth (MB) for recent populations of *Crocidura sicula* from Sicily, the Egadi Islands, and Gozo (Measurements by R. Hutterer). The positions of the holotypes of *Crocidura sicula* and *C. caudata* (data taken from Vesmanis 1976) are indicated.

Sicily, *Crocidura sicula* Miller, 1901 and *C. caudata* Miller, 1901 fit well into the range of our material (Fig. 1), except for the longer tail measurement of the holotype of *caudata*; however, Vesmanis (1976) has shown that Miller (1901, 1912) gave contradictory information on the external measurements of the holotype and that the somewhat high value for the tail length may be artificial. On the other hand we found that the small size of the holotype of *sicula*, taken by several authors as evidence for the presence of a second species in Sicily, is not unique but is matched by other specimens which all show the diagnostic qualitative characters of the Sicilian shrew (see below). Moreover, the measurements taken by A. L. Gardner (in Vesmanis 1976: tab. 2) from the type specimens show that the *sicula* type is larger than the *caudata* type in some cranial distances such as upper toothrow length (Fig. 1).

— Specimens from Gozo have the same karyotype as specimens from Sicily (Vogel et al., in prep.).

— Recent specimens from the Egadi Islands and fossil specimens from Malta show the same morphological characters (Fig. 2) as specimens from Sicily and Gozo, although all populations differ in size (Hutterer, unpubl.; fig. 1). In a multivariate analysis (Sarà et al., in prep.) all these populations group nicely together and are set apart from a *C. russula* sample from Sardinia.

We conclude that all shrew populations mentioned in tab. 1 belong to the same species, for which we select the name *Crocidura sicula* Miller, 1901. This name was

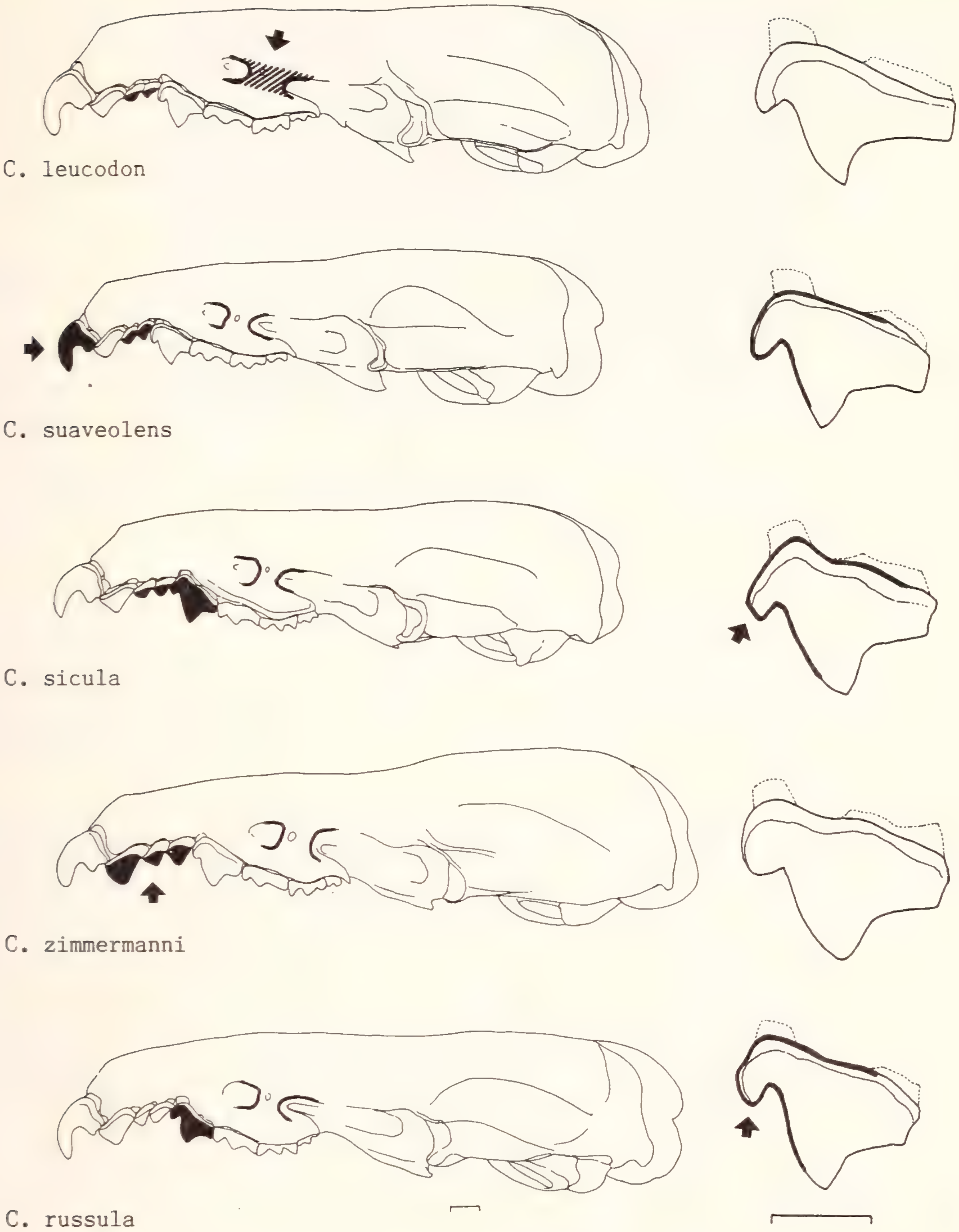


Fig. 2: A comparison of the skulls and the external view of the P⁴ of the European species of *Crocidura*. Features which are helpful for indification are drawn in black or are emphasized by thick lines; arrows point to a unique character of each species. Scale is 1 mm. Design by R. Hutterer.

the first given to a shrew from Sicily and has been used by various authors, either as a species or subspecies name. Miller (1901, 1912) referred a series of 9 specimens to *C. sicula*, demonstrating that he himself regarded this as the common species of Sicily, while *C. caudata* was based upon a single aberrant shrew. The name *C. caudata* was used provisionally by Vogel (1988) but should now be replaced definitively by

Crocidura sicula. Below we give a formal account of these species including diagnostic characters which we found to be useful for determination.

Crocidura sicula Miller, 1901

1879 *Crocidura sicula* Giglioli, Arch. Naturgesch. 1879: 96 (nomen nudum).
1901 *Crocidura sicula* Miller, Proc. biol. Soc. Wash. 14: 41.
1901 *Crocidura caudata* Miller, Proc. biol. Soc. Wash. 14: 42.

Holotype: USNM 103301, skin and skull of a young male from Palermo, Sicily, collected by D. Coolidge on 20 June 1900.

Diagnosis: A medium-sized shrew in the size range of *C. suaveolens* and *C. russula*, sharply bicoloured with a whitish undersurface, whitish fore- and hindfeet, and a bicoloured tail (Fig. 3). Rostrum of skull rather flat and slender but bimaxillary region broad as in *C. russula*. Infra-orbital bridge narrow. Tips of the second and third upper unicuspid teeth usually in one line with the tip of the parastyle of the P^4; parastyle of P^4 massive and angular like a brick (Fig. 2), dorsal edge of the cingulum of P^4 undulated, not straight; third upper molar narrow.

Distribution: the whole island of Sicily (Vesmanis 1976: fig. 14, Massa & Sarà 1982); the Egadi Islands Favignana, Marettimo, Levanzo (Krapp 1970), and Ustica (Sarà et al., in prep.); Gozo (Sultana 1971, Schembri & Cachia Zammit 1979, Schembri & Schembri 1979), known as subfossils from Malta (Storch 1970) where it is now extinct. It is possible that also the Pleistocene material described by Kotsakis (1986) belongs to this species.

Remarks: Although there exist considerable size differences between the island populations, they all share the same morphological characters mentioned in the diagnosis (Hutterer, unpubl.). The intraspecific variation and a comprehensive comparison with all European and North African species, including the fossil forms (Malec & Storch 1970, Kotsakis 1986), will be published at a later date. Fig. 2 presents a brief comparison of the skulls of the five European species of the genus *Crocidura*, *C. leucodon*, *C. suaveolens*, *C. sicula*, *C. zimmermanni* and *C. russula*, and includes some useful characters for identification. By combining colour and skull characters, a simple key to the European species can be constructed:

1. Body and tail distinctly bicoloured, transition between dorsal and whitish ventral colouration sharp 2
   Body and tail not distinctly bicoloured, no sharp transition line between venter and dorsum 3
2. Infraorbital bridge very broad (Fig. 2) .... *C. leucodon*
   Infraorbital bridge narrow, parastyle of P^4 angular like a brick .... *C. sicula*
3. Upper second and third unicuspid teeth shorter than the parastyle of P^4 *C. suaveolens*
   Upper second and third unicuspid teeth longer than the parastyle of P^4 4
4. Upper unicuspids very large with thick cingula, parastyle of P^4 rounded *C. zimmermanni*
   Upper unicuspids not enlarged and with weak cingula, parastyle of P^4 hook-like *C. russula*

C. sicula and *C. zimmermanni* are insular species with a very limited distribution; both shrews are probably relics of the Pleistocene Mediterranean fauna (Reumer 1986, Vogel et al., in prep.).

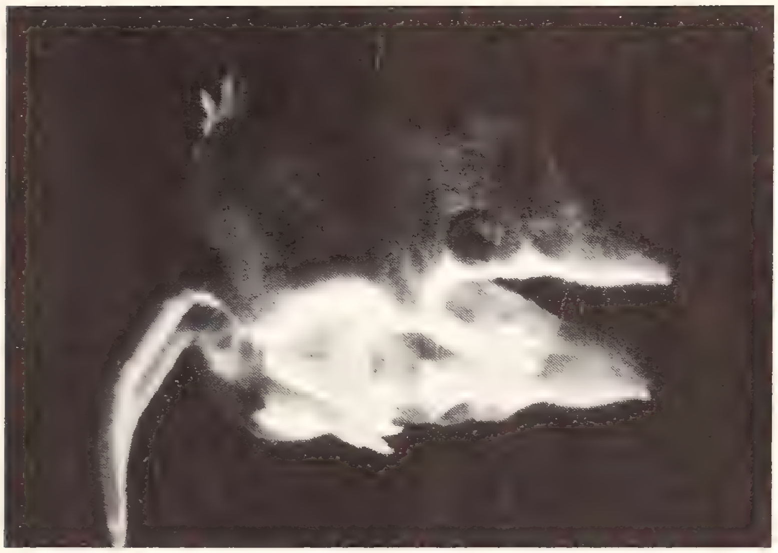


Fig. 3: A juvenile *Crocidura sicula* from Gozo shows a sharply contrasting colour pattern; in adults the contrast becomes less obvious. Photo by P. Vogel.

Acknowledgements

Work in Gozo and Sicily was kindly supported by P. J. Schembri and J. Sultana, and in Sicily by M. Lo Valvo and L. Zanca. Important study materials were provided by J. Niethammer, F. Krapp and G. Storch.

Zusammenfassung

Neue karyologische und morphologische Befunde zeigen, daß auf den Mittelmeerinseln Sizilien, Egadi, Malta und Gozo eine endemische Spitzmausart lebt(e), für die der Name *Crocidura sicula* Miller, 1901 verfügbar ist. Die Art wird neu definiert; außerdem wird ein neuer Bestimmungsschlüssel zu den europäischen Arten der Gattung *Crocidura* vorgeschlagen.

References

Contoli, L., B. Benincasa-Stagni & A. R. Marenzi (1989): Morfometria e morfologia di *Crocidura* Wagler 1832 (Mammalia, Soricidae) in Italia, Sardegna e Sicilia, con il metodo dei descrittori di Fourier: primi dati. — Hystrix (n. s.) 1: 113—129.

Kotsakis, T. (1986): *Crocidura esui* n. sp. (Soricidae, Insectivora) du Pléistocène de Spinagallo (Sicile orientale, Italie). — Geologica Rom. 23 (1984): 51—64.

Krapp, F. (1970): Terrestrische Kleinsäugetiere von den ägadischen Inseln (Mammalia: Insectivora, Rodentia) (Provinz Trapani, Sizilien). — Mem. Mus. civ. St. nat., Verona 17: 331—347.

Malec, F. & G. Storch (1970): Zur Kenntnis der jungpleistozänen Wühlmaus *Pitymys melitensis* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 35: 75—80.

Massa, B. & M. Sarà (1982): Dieta comparata del Barbagianni (*Tyto alba* Scopoli) in ambiente boschivi, rurali e suburbani della Sicilia. — Naturalista sicil. 1982: 3—15.

Miller, G. S. (1901): Five new shrews from Europe. — Proc. biol. Soc. Wash. 14, 41—45.

— (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia). — Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Reumer, J. W. F. (1986): Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. I. The Pleistocene species *Crocidura zimmermanni*. — Bonn. zool. Beitr. 37: 161—171.

Sarà, M., M. Lo Valvo & L. Zanca (in prep.): Insular variation in Mediterranean taxa of *Crocidura* Wagler, 1832 (Mammalia, Soricidae).

Schembri, S. P. & R. Cachia Zammit (1979): Mammalian contents of Barn Owl pellets from Gozo. — Il-Merill 20: 20—21.

Schembri, P. J. & S. P. Schembri (1979): On the occurrence of *Crocidura suaveolens* Pallas (Mammalia, Insectivora) in the Maltese Islands with notes on other Maltese shrews. — Central Mediterranean Naturalist 1 (1): 18—21.
Storch, G. (1970): Holozäne Kleinsäugerfunde aus der Ghar Dalam-Höhle, Malta (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia). — Senckenbergiana biol. 51: 135—145.
Sultana, J. (1971): Barn Owl pellets. — The Maltese Naturalist 1 (2): 29.
Vesmanis, I. (1976): Beitrag zur Kenntnis der Crociduren-Fauna Siziliens (Mammalia: Insectivora). — Z. Säugetierkunde 41: 257—273.
Vogel, P. (1988): Taxonomical and biogeographical problems in Mediterranean shrews of the genus *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) with reference to a new karyotype from Sicily (Italy). — Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 79: 39—48.

Prof. Dr. P. Vogel, Institut de zoologie et d'écologie animale, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne. — Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Mueseum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1. — Dr. M. Sarà, Instituto di Zoologia, Università di Palermo, Via Archirafi 18, I-90123 Palermo.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 249—264	Bonn, Dezember 1989

A taxonomic review of the *Dipsadoboa duchesnei* complex

Jens Bødtker Rasmussen

Abstract. A study of all available specimens belonging to the *Dipsadoboa duchesnei* complex demonstrates that two different species are involved: *D. duchesnei* (Boulenger, 1901) occurring in Nigeria, Cameroon, Gabon, Congo, Zaire and Central African Republic and *D. brevirostris* (Sternfeld, 1908) occurring in West Africa from Sierra Leone to Cameroon.

Key words. Reptilia, Serpentes, Boiginae, *Dipsadoboa duchesnei*, *Dipsadoboa brevirostris* n. comb., *Leptodira nigeriensis* n. syn., West- and Central Africa, taxonomy, distribution.

Introduction

In 1901, Boulenger described *Leptodira duchesnei* on the basis of two specimens from Mandungu, Upper Congo and from Umangi, Lower Congo, respectively. A few years later, Sternfeld (1908) described *Dipsadomorphus brevirostris* and *D. viridis* on the basis of three and one specimens from Cameroon, respectively.

In 1910, Müller arrived at the conclusion that *D. brevirostris* was a synonym of *duchesnei* and he was supported by Boulenger (in Müller, op. cit.). Müller apparently held the view that *viridis* was a valid species, however, he indicated that Boulenger was of the opinion that *viridis* was just an adult *duchesnei* and later Boulenger (1919a, b) himself referred *brevirostris* as well as *viridis* to the synonymy of *duchesnei.*

In 1913, Werner described *Leptodira nigeriensis* on the basis of a specimen from the delta of the Niger River, South Nigeria. Only Werner himself (1924a, b) and Barbour & Amaral (1927) apparently refer to this species and its status has remained questionable.

On the basis of a juvenile snake from Lambaréné, Gabon, Chabanaud (1916) described *Chaemaetortus aulicus ellenbergeri.* In 1971 this species, however, was referred to the synonymy of *duchesnei* (Broadley & Stevens).

In 1917, Chabanaud described *Leptodira myops* on the basis of a juvenile specimen from Gabon. This species was later referred to the synonymy of *nigeriensis* (Werner, 1924b).

In 1920, Chabanaud described *Leptodira guineensis* on the basis of four specimens from Diéké, French Guinea. Like *myops* this species was referred to the synonymy of *nigeriensis* (Werner, 1924a, b). Bogert (1940) held the view that *guineensis* was a synonym of *duchesnei*, whereas Loveridge (1941) held the view that *duchesnei* and *guineensis* differed in so many particulars that they were probably full species. Loveridge, however, compromised in reviving *guineensis* to subspecific rank only.

Laurent (1956) also questioned Bogert's (1940) proposal and considered *guineensis* to be a valid taxon. Laurent further questioned Boulenger's (1919b) synonymization of *viridis* and *brevirostris* with *duchesnei* as one of the types of *brevirostris* had too many ventrals and too few caudals and as the type of *viridis* had too many ventrals and caudals compared to sympatric *duchesnei*.

This questioning, however, has remained unanswered and in order to judge the validity of *brevirostris* and *viridis*, to settle the categorial rank of *duchesnei* and *guineensis*, and eventually to evaluate the validity of *nigeriensis* most of the material available in larger museums has been borrowed and carefully examined.

Material and methods

In total 73 specimens have been examined. The abbreviations used for the collections involved are as follows (Leviton et al. 1985):

AMNH	American Museum (Natural History), New York
BH	Private collection of Barry Hughes
BMNH	British Museum (Natural History), London
CAS	California Academy of Sciences, San Francisco
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago
IRSNB	Institut Royal des Sciences Naturales de Belgique, Brussels
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard
MHNG	Museum d'Histoire Naturelle, Geneva
MNHNP	Museum National d'Histoire Naturelle, Paris
NMB	Naturhistorisches Museum, Basel
NMW	Naturhistorisches Museum, Vienna
RGMC	Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren
USNM	National Museum of Natural History, Washington
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn
ZMB	Zoologisches Museum, Berlin
ZMUC	Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen

The methods used are outlined in earlier papers of Rasmussen (1985, 1986, 1989).

Systematic account

Dipsadoboa duchesnei (Boulenger, 1901)

Figs 1—4.

Leptodira duchesnii Boulenger, 1901: 10; syntypes BMNH 1946.1.8.39, a male collected by Mr. Kethulle and Mr. Gilson in Umangi, Bas Congo, and RGMC 476, a female collected in Mandungu at Itimbiri, Haut-Congo by Mr. Duchesne, respectively.

Dipsadomorphus brevirostris Sternfeld (part.), 1908: 411; syntypes ZMB 21709—21709 A (synonymized by Müller, 1910: 605).

Dipsadomorphus viridis Sternfeld, 1908: 411; holotype apparently lost (synonymized by Boulenger, 1919 a: 287).

Leptodira nigeriensis Werner, 1913: 27; holotype apparently lost (Koepcke, in lit.). **New Synonymy.**

Chamaetortus aulicus ellenbergeri Chabanaud, 1916: 453; holotype MNHNP 1916: 453 (synonymized by Broadley & Stevens, 1971: 1).

Dipsadomorphus myops Chabanaud, 1918: 453; holotype MNHNP 1902.106 (synonymized with *Leptodira nigeriensis* by Werner, 1924 a).

Dipsoglyphophis duchesnii, Barbour & Amaral, 1927: 26.

Dipsadoboa duchesnii, Bogert, 1940: 64.

Crotaphopeltis duchesnii duchesnii, Loveridge, 1941: 122.

Dipsadoboa duchesnei duchesnei, Laurent, 1956: 215.

Diagnosis

A West and Central African forest species of *Dipsadoboa* which has the following character combination: dorsals in 17—17—13 rows; ventrals 202—220 and 185—214, males and females, respectively; anal shields undivided — divided in three specimens, including one of the syntypes (RGMC 14356); subcaudals in 97—120+X

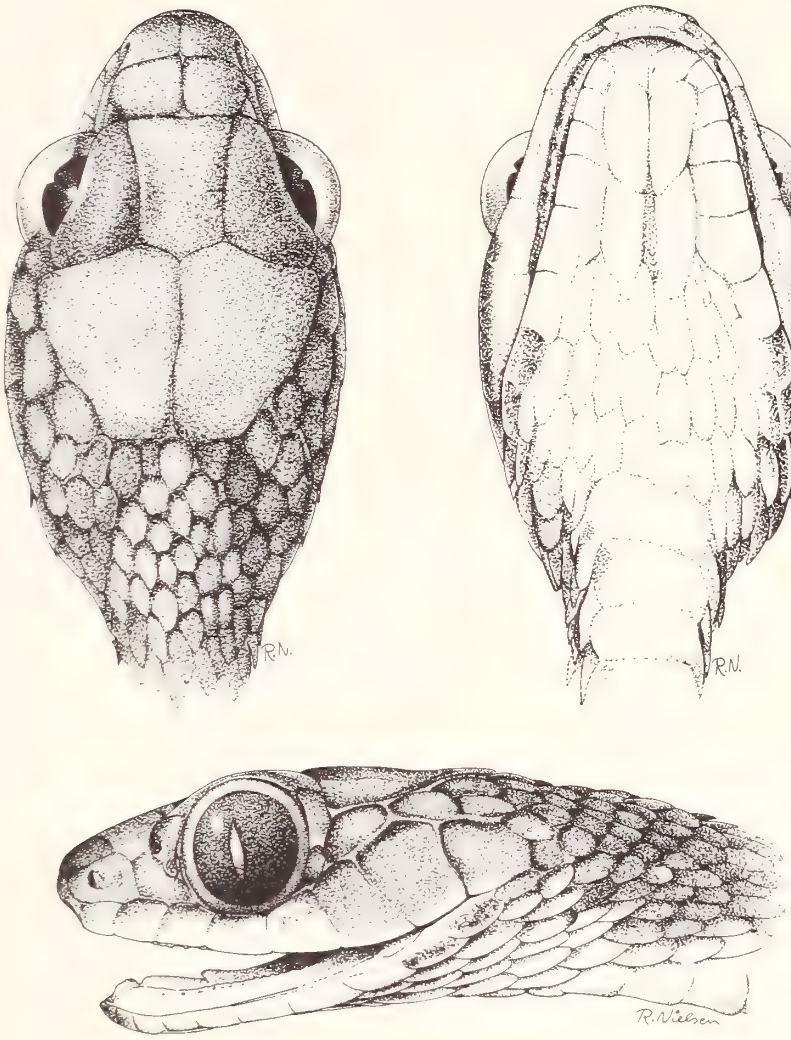


Fig. 1: Dorsal, ventral, and lateral views of the head of syntype (BMNH 1946.1.8.39) of *Dipsadoboa duchesnei.* Drawing: Robert Nielsen.

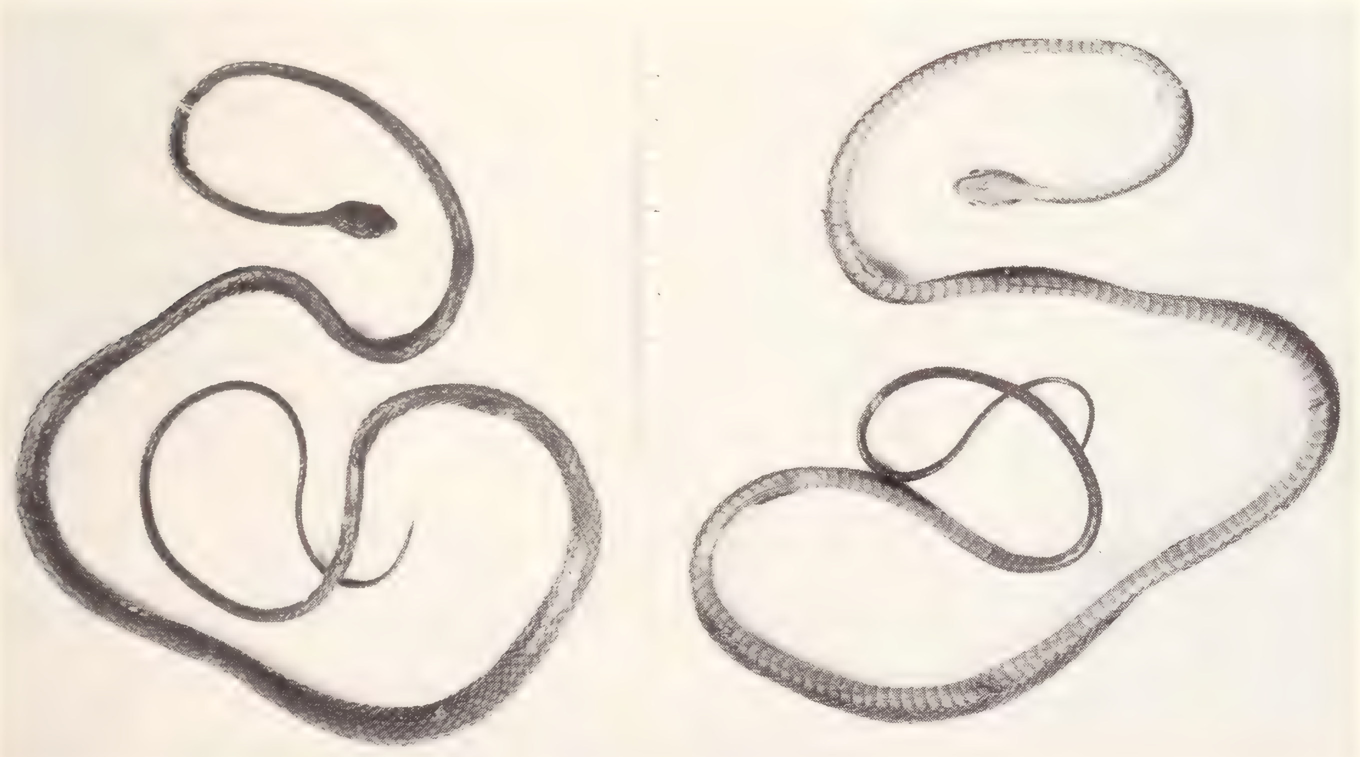


Fig. 2: Dorsal and ventral aspect of syntype (BMNH 1946.1.8.39) of *Dipsadoboa duchesnei* with undivided anal shield. Photo: Geert Brovad.

and 92—113+X pairs, males and females, respectively; 18—23+II+1 maxillary teeth; juveniles and semiadults pale brown or grey, color becoming dark brown, purplish dark brown and eventually uniform bluegreen with increasing size; anal glands extend to caudal scale no. 4—7.

Description

Lepidosis. Rostral 1.3—1.9 times as broad as deep, in broad contact with the internasals; frontal 1.3—1.8 times as long as broad; 1.1—1.5 times as long as its distance from end of snout, and 0.8—1.2 times as long as the suture between the parietals; loreal usually in contact with eye below a single preocular (for variation, see Table 1); 2 preoculars may rarely be present either excluding loreal from entering eye or being on each side of loreal which enters eye in-between (for variation, see Table 1); postoculars 2; temporals in 3 rows — (for variation, see Table 2); supralabials usually 8, third to fifth usually entering eye (for variation, see Table 2); infralabials usually 10, first five usually in contact with the anterior chin-shields (for variation, see Table 2); chin-shields in 2 pairs followed by 1—4 transverse rows of gulars, sometimes arranged more or less in pairs, and by 0—2 preventrals.

Dorsal scales smooth without apical pits. Dorsal scale row reduction formula (body) of the syntypes is as follows:

male $\underline{17}\ \frac{6+7\ (141)}{p+7\ (140)}\ \underline{15}\ \frac{3+4\ (142)}{3+4\ (143)}\ \underline{13}$ (BMNH 1921.11.12.8)

female $\underline{17}\ \frac{3+4\ (135)}{3+4\ (137)}\ \underline{15}\ \frac{p+6\ (140)}{p+v\ (141)}\ \underline{13}$ (RGMC 476)

giving the standard count 17-17-13 shared by all specimens. The reduction to 13 rows is achieved within the interval of VS no. 136—164 in males, and within the interval of VS no. 136—162 in females.

Scale row reduction formula (tail):
8 (1—3) — 6 (2—7) — 4 (4—26) — 2 (43—100) males (N = 29)
8 (1—4) — 6 (2—6) — 4 (6—29) — 2 (54— 88) females (N = 30)

Ventrals angulate 202—220 in males, 198—214 in females (an obviously aberrant female has only 185 ventrals, and in addition 7 unilateral half ventrals inserted at various positions); anal undivided (divided in three specimens including one of the syntypes; subcaudals 97—120+X paired (some rarely single) in males and 92—113+X in females, tail ending in an elongated, rounded scale.

Dentition. Maxillary teeth 18—23+II+1 (0 — in one specimen); palatine teeth 12—16.

Dimensions. Total length of syntypes 78 cm (male) and 70 cm (female). Largest male (ZMUC R63886) 140 cm and largest female (MNHNP 1966.734) 99 cm; smallest specimen (MNHNP 1902.106 — type *myops*) with umbilical scar 28 cm (all measurements to nearest centimeter).

Hemipenes. In situ the organs extend to subcaudal scute no. 6—9 (to 9 in one specimen only of 23); sulcus undivided; base with small spines; proximal portion of organ with relatively large, recurved spines; in everted condition sulcus of left hemipenis is flanked by two rows of enlarged spines on the medial side and a single

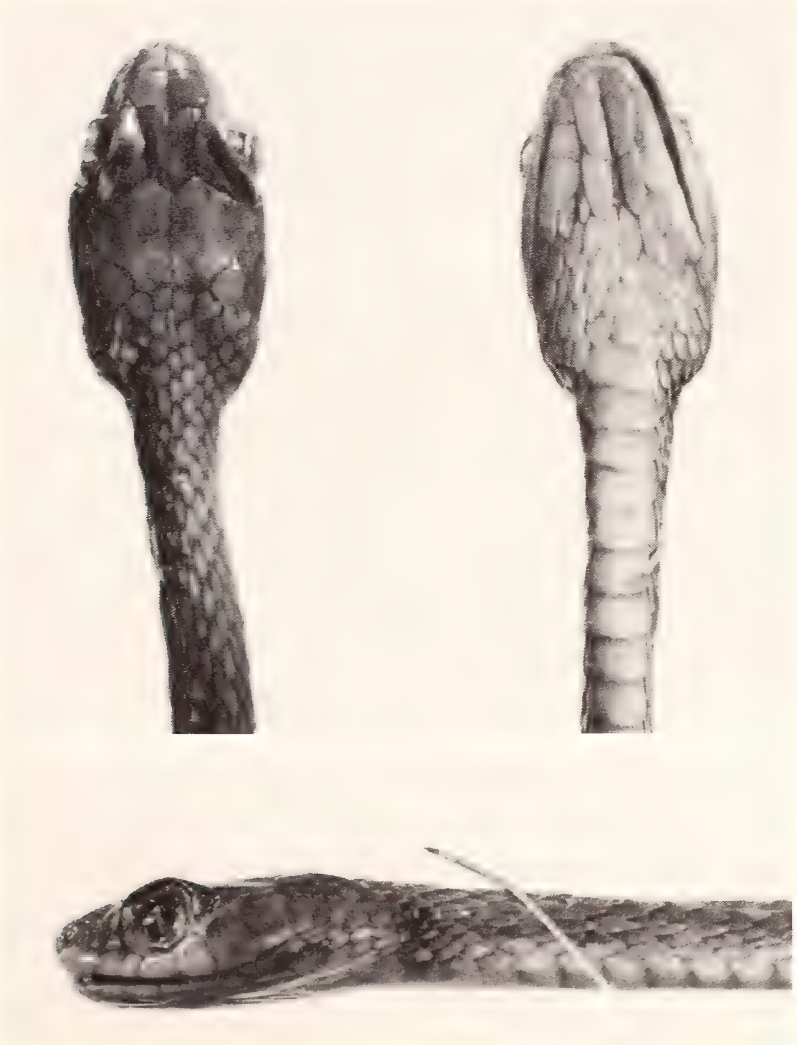


Fig. 3: Dorsal, ventral, and lateral views of the head of the syntype (RGMC 476) of *Dipsadoboa duchesnei*. Photo: Geert Brovad.

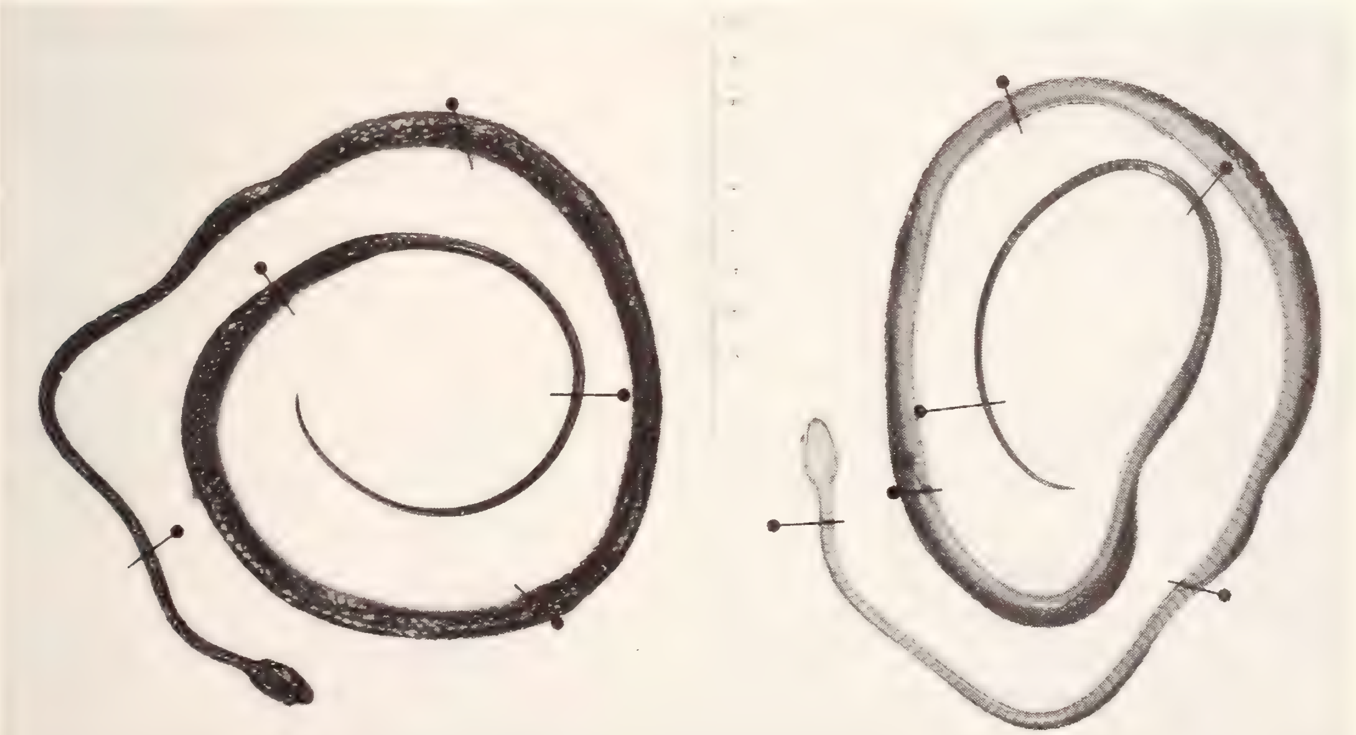


Fig. 4: Dorsal and ventral aspect of syntype (RGMC 476) of *Dipsadoboa duchesnei* with divided anal shield. Photo: Geert Brovad.

Table 1: Number of various character states as to the loreal-preocular pattern in *Dipsadoboa duchesnei* and *D. brevirostris* (both sides have been scored). State A: Loreal partly or totally fused with preocular. State B: Loreal partly or totally fused with one of two preoculars. State C: Loreal present, contacting eye below preocular. State D: Loreal present, contacting eye in between two preoculars. State E: Loreal present, isolated from eye by one preocular. State F: Loreal present, isolated from eye by two preoculars.

	State A	State B	State C	State D	State E	State F
Dipsadoboa duch.	37	2	56	1	18	6
Dipsadoboa brev.					26	

Table 2: Variation in numbers of labials and temporals in *Dipsadoboa duchesnei* and *D. brevirostris* (both sides have been scored). A: Number of supralabials (numbers in parentheses = supralabials in contact with eye). B: Number of infralabials (numbers in parentheses = number of infralabials in contact with anterior chin-shields). C: Number of temporals — primary, secondary, and tertiary ones (a zero indicates contact of a supralabial with a parietal: the fraction 1/2 indicates one scale above and two below and 2/1 vice versa).

A	7 (3—5)	8 (3—5)	8 (4—5)	9 (3—6)	9 (4—6)	N
Dipsadoboa duchesnei	2	100	4	1	5	112
Dipsadoboa brevirostris		24			2	26

B	8 (4)	9 (4)	9 (5)	10 (4)	10 (5)	11 (4)	11 (5)	N
Dipsad. duch.	2	20	3	22	61	1	3	112
Dipsad. brev.		16	1	3	5	1		26

C	0-1-2	1-0-1	1-0-2	1-1-1	1-1-1/2	1-1-2/1	1-1-2	1-2-1	1-2-2	1-3-2	2-1-2	2-2-2	N
Dipsad. duch.	1	2		10	2	1	91	1	3	1	5	1	118
Dipsad. brev.			2	1			21				2		26

row at the lateral side, in the right penis the rows are arranged vice versa; on distal half of organ spines decrease in size and merge into deep papillate calyces (in contrast to Bogert (1940) who described the calyces as having denticulated edges).

Internal morphology. Tongue sheath extending to ventral scute (VS) no. 10—13 (4.7—6.4 % VS) in males and to VS no. 9—14 (4.4—6.9 % VS) in females.

Tip of heart extending to VS no. 69—80 (32.9—37.6 % VS) in males and to VS no. 65—80 (32.8—39.4 % VS) in females. Trachea extending to heart tip or up to three ventrals posterior to heart. Left lung absent or vestigal, up to 2½ ventrals long.

Anterior end of liver situated at VS no. 81—96 (39.1—45.2 % VS) in males and to VS no. 79—92 (38.5—45.3 % VS) in females. Absolute distance (VS) heart tip to anterior end of liver 12—21 and 11—19, males and females, respectively.

Right kidney longer or just as long as left one (left kidney 1VS longer than right in a single specimen); absolute length (right/left 12—18/11—15 (5.5—8.4/5.2—7.4 % VS) in males and 12—16/10—15 (5.7—7.9/4.9—7.4 % VS) in females. Anterior tip of kidneys situated at VS no. 179—199/182—201 (86.2—90.6/88.4—92.5 % VS) in males and at VS no. 177—193/181—197 (88.7—91.0/90.6—92.3 % VS) in females. Posterior end of kidney situated at VS no. 193—211/196—214

(95.3—97.1/96.6—97.7 % VS) in males and at VS no. 191—207/192—209 (95.6—97.1/96.6—98.0 % VS) in females. Absolute distance (VS) posterior end right kidney to anal scale 6—9 in both sexes.

Anal gland extending to caudal scute (CS) no. 4—7 and 5—7, males and females, respectively.

Coloration (preserved condition). Juveniles and semiadults pale brown or pale grey above; underside body whitish, cream or pale brown, usually growing a little darker posteriorly on body and tail; color of labials usually like color of venter anteriorly.

At a length of approximately 60 cm (much variable) the color of the dorsum turns greybrown, redbrown or dark brown; color of venter also turns darker, often a paler version of the color of the dorsum, starting from behind and the pigmentation may also impinge on the labials.

At a length of approximately 70—80 cm (also much variable) the brown color of the dorsum gets a purple, bluish or violet hue and the ground color may gradually change to bluishgreen above, apparently starting from the flanks as a median brownish band on the dorsum occasionally can be observed. Color of venter changes in a similar way eventually becoming pale blue or pale green all over, including the labials. Interstitial skin becomes black in some of the larger specimens.

The bluish color predominates in males, perhaps just reflecting the apparent fact that males tend to grow larger than females. The above mentioned values are very much variable as indicated. The longest male (140 cm) is thus brilliantly bluegreen, whereas the next longest (125 cm) is warm brown, and the third longest (122 cm) is bluish grey.

Biology

Almost nothing has been published on the biology of *D. duchesnei.* The long and slender body and the angulated ventrals, however, leave no doubt as to an aboreal mode of life, and it is a typical member of the fauna of "la forêt équatoriale" (Laurent, 1954).

The very large eye (longest horizontal diameter of the eye 1.1—1.4 times the length of the snout in front of the eyes) further leaves no doubt as to a nocturnal way of life.

Stomach contents have revealed that *D. duchesnei* may prey on frogs (Bogert, 1940).

A pregnant female (81 cm) had four eggs in its oviducts.

Distribution

West and central African rainforests from South Nigeria eastwards through South Cameroon, South Central African Republic and North Zaire to the Central African Lakes (Uganda — Hughes, 1983) and southwards through Gabon, Congo and Zaire to approximately 6° S (Fig. 5). Witte (1953) recorded a specimen of *D. duchesnei* from Pelenge (8° 40' S); the specimen, however, belongs to *D. shrevei*, and so does a specimen from Bukotsa (Witte, 1975).

Localities and material examined

Localities preceeded by an asterix (*) have not been traceable. Without locality: NHMB 11420, NMW 23991. CAMEROON: Batouri district BMNH 1935.2.6.18; Batouri district (04° N, 14° 14' E) BMNH 1934.12.1.31; Bipindi (Sternfeld, 1908, 1909) MCZ 29353; Bityi BMNH

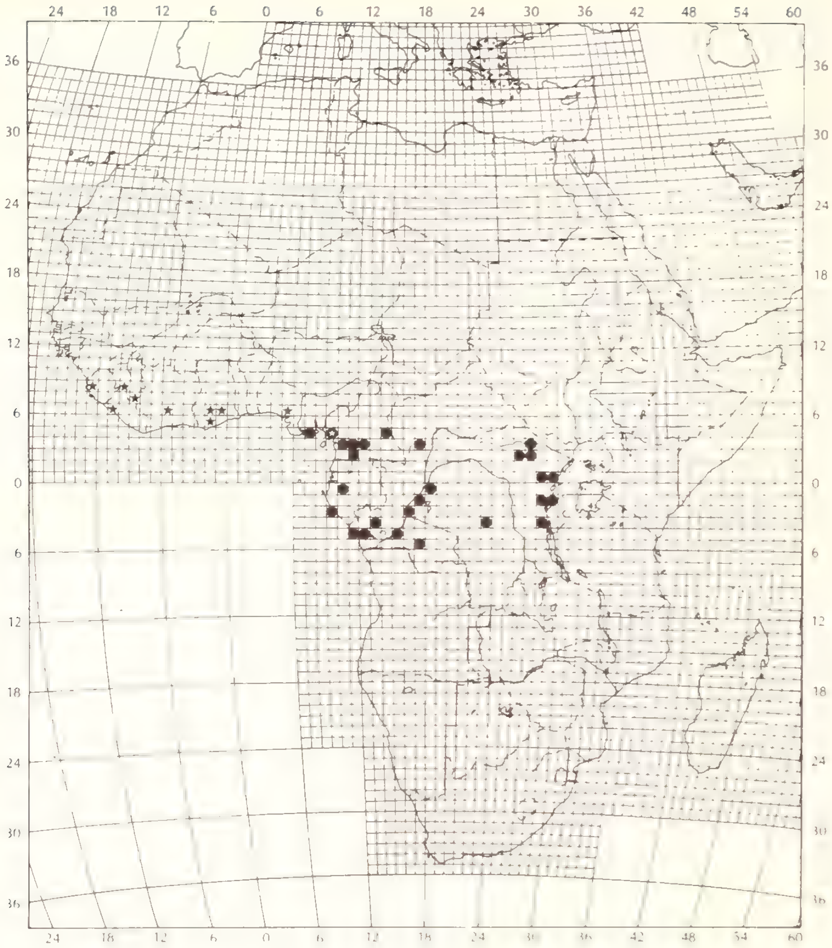


Fig. 5: Distributions of *Dipsadoboa duchesnei* (dots) and *D. brevirostris* (stars).

1909.7.9.9, BMNH 1913.10.29.9; ∗Bona Manga FMNH 190752; Dibongo (Müller, 1910; Lampe, 1911) MCZ 22209; Duala ZMUC-R6324; Duala (4 mls E.-Yaounde Rd.) BH 3451; Kumba (Joger, 1982) ZFMK 19289; Mbikiliki MHNG 1512.07; Mukundange (Mertens, 1940; Eisentraut, 1963); Nkoemvon MHNG 1323.04; Nyong River ZMUC-R63886; Ototoma MHNG 1323.05; "South Cameroon" (Sternfeld, 1908, 1909) ZMB 21709, ZMB 21709A; ∗Zoma BMNH 1906.5.28.83. CENTRAL AFRICAN REPUBLIC: La Maboke (Roux-Esteve, 1965) MNHNP 1963.882. CONGO: no locality MNHNP 1894.167, MNHNP 1966.735; Dimonika (Villiers, 1966; Trape, 1985) MNHNP 1966.734, MNHNP 1987.1359; Loango (Mocquard, 1902) MNHNP 1900.2; Sibiti (Villiers, 1966) MNHNP 1965.16. GABON: no locality (Chabanaud, 1917) MHNG 1512.06, MNHNP 1901.553, MNHNP 1902.106; ∗Kama ZFMK 31637; Lambaréné (Chabanaud, 1916) MNHNP 16227; ∗Ndoma BMNH 1908.5.25.24; Setta Cama (Mocquard, 1902) MNHNP 1894.268. NIGERIA: Port Harcourt (Romer, 1953) MCZ 51699; ∗Gana Gana-Sagbama, Niger Delta (Werner, 1913). ZAIRE: Bikoro (Laurent, 1956) RGMC 10611; ∗Boteka RGMC 84.25.R.114, RGMC 84.25.R.115; Gigungi (Laurent, 1956) RGMC 7701; Irangi (Laurent, 1960) RGMC 20270; Kamituga (Laurent, 1956) RGMC 16438; Keseki (Laurent, 1952, 1956) RGMC 14845; Kinshasa (Audenaerde, 1965 — expectable) ZFMK 46204; Lubile (Laurent, 1956) RGMC 18552; Lukolela (Bogert, 1940) AMNH 45929, AMNH 45930; Luluabourg (Laurent, 1956) RGMC 2361; Manguretshipa (Laurent, 1956) RGMC 18551; Makayoba IRSNB 13351; ∗Mandungu (Boulenger, 1901; Schmidt, 1923; Laurent, 1956) RGMC 476; Medje (Boulenger, 1919b; Schmidt, 1923; Laurent, 1956) AMNH 12212, RGMC 1627; Molindi (Witte, 1941; Laurent, 1956) RGMC 14356; Mutsora (Witte, 1955 & Witte, 1975) RGMC 76.3.R.220; Nala (Schmidt, 1923) AMNH 12213; Omandiungu RGMC 29237—29240; Rungu (Laurent, 1956) RGMC 4307; ∗Umangi (Boulenger, 1901; Schmidt, 1923; Laurent, 1956) BMNH 1946.1.8.39.

Remarks

Boulenger (1901) erroneously described *Dipsadoboa duchesnei* as having a divided anal shield. One of the syntypes actually does not have this condition and the normal condition is an undivided anal shield (Müller, 1910; present study).

Boulenger's action misled Sternfeld (1908) to describe *Dipsadomorphus viridis* and *D. brevirostris* with undivided anal shields and two preoculars. As pointed out by Müller (1910) the presence of two preoculars is just another way to express the condition: loreal contacts eye (Boulenger, 1901). Considering the latter fact, and the gradual color change apparently taking place from juvenile to adult in *D. duchesnei*, there seems no doubt that *viridis* is a junior synonym of *duchesnei* as already proposed by Boulenger (in Müller, 1910; Boulenger, 1919a). The high number of ventrals (222 — including possible preventrals) and high number of subcaudals (121+x) are fully equated in another Cameroon specimen (MHNG 1512.07) having 220 ventrals and 118 pairs of subcaudals.

Dipsadomorphus brevirostris has also been referred to the synonym of *Dipsadoboa duchesnei* (Müller, 1910; Boulenger, 1919a, b). For two of the syntypes (ZMB 21709—21709A) this is certainly the case, the third syntype from Yabassi, however, has a high number of ventrals in combination with a low number of subcaudals, which is different from sympatric Cameroon specimens (Laurent, 1956). Unfortunately, it has not been possible to trace this individual, which will cause nomenclatorial changes (see below).

Considering the fact that an undivided anal shield is the normal condition in *D. duchesnei* and considering the intraspecific variation of the lateral head shields of this species (Müller, 1910; present study) the following species are referred to the synonym of *duchesnei*:

1. *Leptodira nigeriensis* Werner (1913) — a female having a relatively high number of ventral scutes (213), however, females with 214 VS have been recorded from Yaounde, Medje, and Congo, respectively.
2. *Chamaetortus aulicus ellenbergeri* Chabanaud (1916) — a juvenile female having preocular in contact with frontal (a condition described by Müller (1910)).
3. *Dipsadomorphus myops* Chabanaud (1917) — a juvenile female having two preoculars excluding loreal from eye (a condition described by Müller despite the fact that the specimen (MNHNP 1902.106) has one preocular only).

Male specimens of *Dipsadoboa duchesnei* from Cameroon tend to have higher ventral counts than the more eastern populations thereby indicating a cline towards *Leptodira guineensis* Chabanaud (1920) in West Africa. This trend, however, is not reflected in the ventral counts of the females, and there are significant differences in the relative positions of the heart and liver (Fig. 6) indicating that *guineensis* is a valid taxon as proposed by Loveridge (1941) and Laurent (1956). Tentatively I include Sternfeld's (1908) record from Yabassi in this taxon thereby indicating sympatry with *duchesnei* and therefore considered under the name *Dipsadoboa brevirostris.*

Dipsadoboa brevirostris (Sternfeld, 1908) n. comb.

Figs.7—8.

Dipsadoboa brevirostris Sternfeld (part), 1908: 411; holotype (apparently lost) collected at Yabassi, Cameroon by Mr. Riegler.

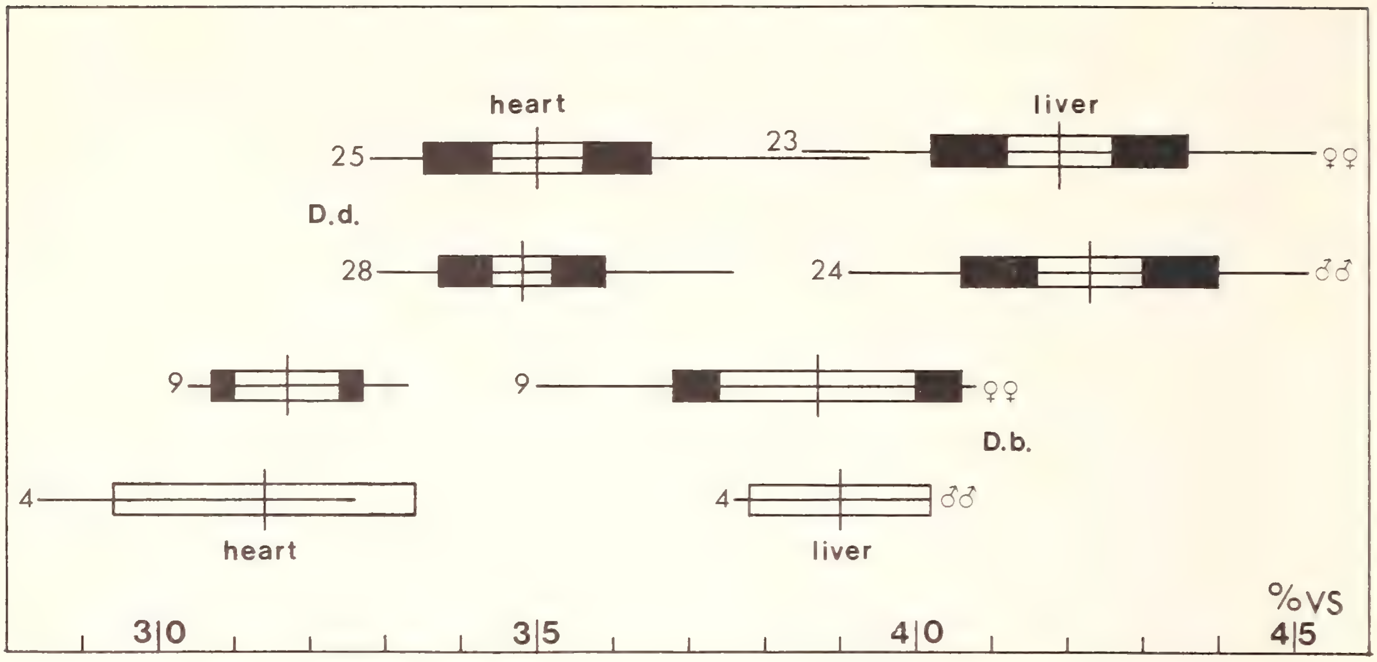


Fig. 6: Variation in relative positions (position in number of ventral scales expressed as percentage of total number of ventral scutes). Relative positions of posterior end of heart and anterior end of liver. Horizontal line indicates sample range, and vertical line sample mean. Black rectangle represents one standard deviation on each side of the mean, and white rectangle 2 standard errors on each side of the mean. Horizontal line preceded by sample size.

Leptodira guineensis Chabanaud, 1920: 491; syntypes apparently lost (Lescure, pers. comm.). Synonymized with *Leptodira nigeriensis* by Werner (1924a: 40), and with *Dipsadoboa duchesnei* by Bogert (1940: 64).
Dipsoglyphophis guineensis, Barbour & Amaral, 1927: 26.
Crotaphopeltis duchesnii guineensis, Loveridge, 1941: 122.
Dipsadoboa duchesnei guineensis, Laurent, 1956: 218.

Diagnosis

A West African forest species of *Dipsadoboa* which has the following character combination; dorsals in 17-17-13 rows; ventrals 223—229 and 217—226, males and females, respectively; anal shield undivided; subcaudals in 91—108 and 96—111 pairs, males and females, respectively; 19—21+II—1(2) maxillary teeth; all specimens examined (including a pregnant female) pale brown to brown; anal glands extend to caudal scale no. 4—7.

Description

Lepidosis. Rostral 1.4—1.8 times as broad as deep, in broad contact with internasals; frontal 1.5—1.8 times as long as broad, 1.2—1.5 times as long as its distance from end of snout, and 0.9—1.1 times as long as the suture between the parietals; loreal not in contact with eye below the single preocular, except in the holotype; postoculars invariably 2; temporals in three rows (for variation, see Table 2); supralabials usually 8, third to fifth usually entering eye (for variation, see Table 2);

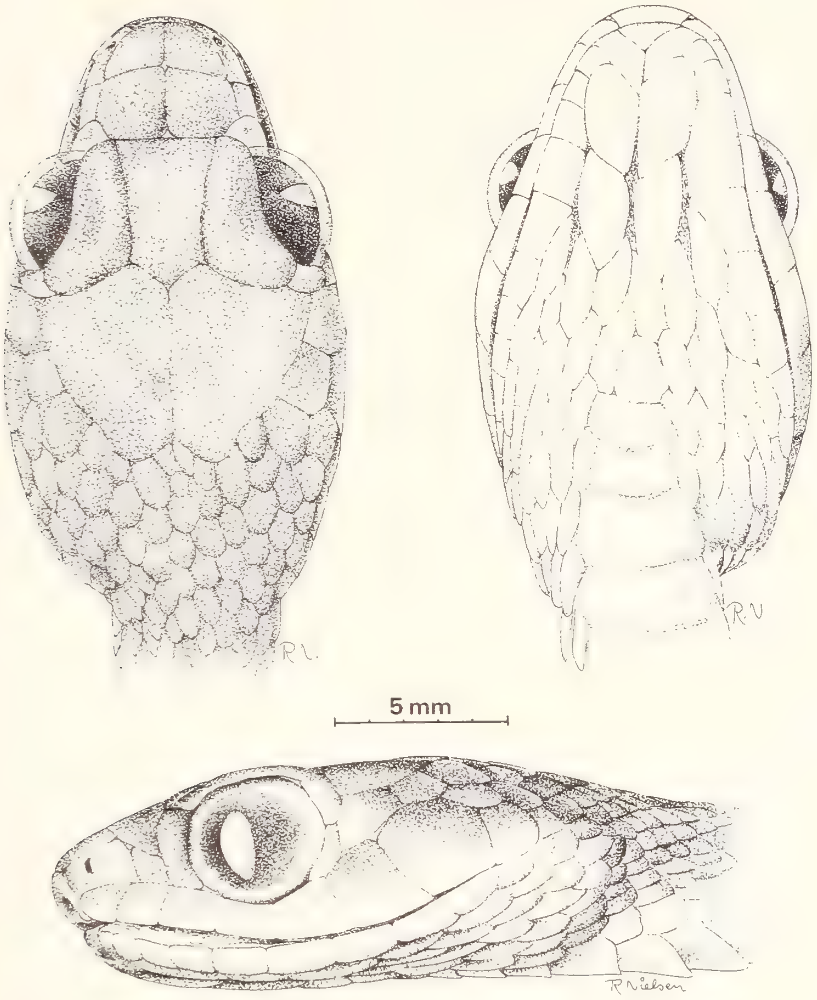


Fig. 7: Dorsal, ventral, and lateral view of the head of *Dipsadoboa brevirostris* (BMNH 1921.11.12.8; Chabanaud, 1921). Drawing: Robert Nielsen.

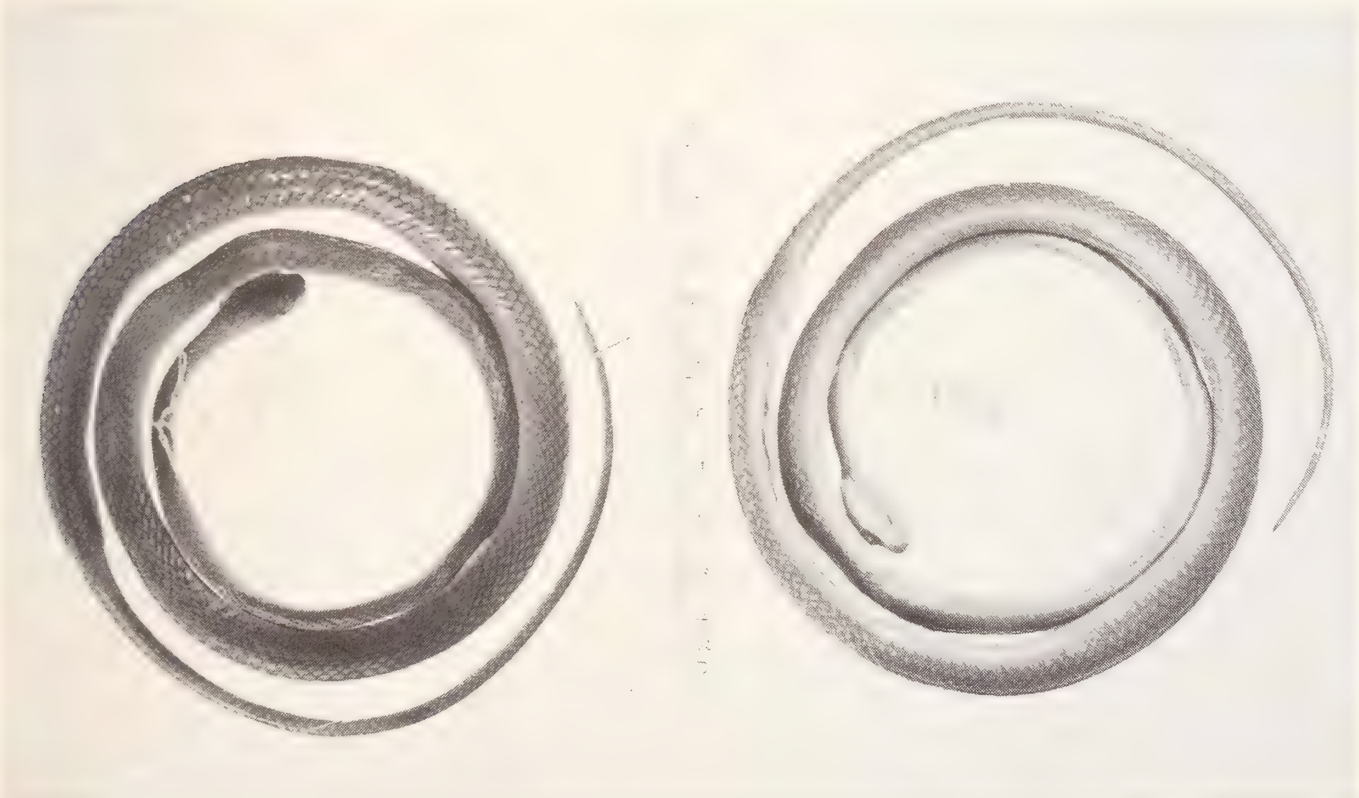


Fig. 8: Dorsal and ventral aspect of *Dipsadoboa brevirostris* (CAS 135323). Photo: Geert Brovad.

infralabials usually 10 four first usually in contact with anterior pair of chin-shields (for variation, see Table 2); chin-shields in 2 pairs, followed by 1—4 rows of gulars, sometimes arranged more or less in pairs, and by 0—2 preventrals.

Dorsal scale rows smooth without apical pits. Dorsal scale row reduction formula (body) of BMNH 1921.11.12.8 (Chabanaud, 1921) is as follows:

$$17 \, \frac{-\mathrm{p}\ (149)}{-\mathrm{p}\ (149)} \, 15 \, \frac{3+4\ (159)}{3+4\ (149)} \, 13$$

giving the standard count 17-17-13 found in all specimens examined. The reduction to 13 scale rows is achieved within the interval of VS no. 154—163 in males and VS no. 147—159 in females.

Scale row reduction formula (tail):
8 (2—4) — 6 (4—5) — 4 (11—21) — 2 (54—75) males (N = 4)
8 (1—3) — 6 (3—5) — 4 (7—19) — 2 (53—83) females (N = 9)

Ventrals angulate 223—229 in males and 217—226 in females; anal undivided; subcaudals paired in 91—108 pairs in males and 96—111 in females, respectively. (Chabanaud (1920) gave the count 72 for one of his females; this specimen most probably had broken tail); tail ending in an elongated, rounded scale.

Dentition. Maxillary teeth 19—21+II+1: palatine teeth 13—15.

Dimensions. Largest male (MCZ 67899) 80 cm and largest female (CAS 127475) 80 cm.

Hemipenes. In situ the organs extend to subcaudal scute no. 9—10 (two specimens), otherwise similar to organs of *D. duchesnei*.

Internal morphology. Tongue sheath extending to VS no. 14—15 (6.3—6.7 % VS) in males and to VS no. 11—14 (4.9—6.3 % VS) in females.

Tip of heart extending to VS no. 65—73 (28.4—32.7 % VS) in males and to VS no. 66—73 (30.4—33.3 % VS) in females. Trachea extending to heart tip or up to two ventrals more posterior to tip of heart. Left lung vestigal, up to 3 ventrals long.

Anterior end of liver situated at VS no. 86—90 (37.6—40.2 % VS) in males and to VS no. 77—89 (35.0—40.8 % VS) in females. Absolute distance (VS) heart tip to anterior end of liver 15—21 in males and 10—20 in females, respectively.

Right kidney longer than left one; absolute length (right/left) 18—22/16—18 (8.0—9.6/7.1—7.9 % VS) in males and 13—18/11—17 (5.9—8.1/5.0—7.6 % VS) in females. Anterior tip of kidneys situated at VS no. 193—199/198—204 (86.2—88.4/88.4—90.2 % VS) in males and at VS no. 192—198/195—204 (87.6—89.5/89.2—91.9 % VS) in females. Posterior end of kidneys situated at VS no. 211—221/215—222 (94.2—96.5/96.0—97.3 % VS) in males and at VS no. 207—216/208—218 (95.4—96.4/95.9—96.9 % VS) in females. Absolute distance (VS) posterior end right kidney to anal scale 8—13 and 8—10, males and females, respectively.

Anal gland extending to caudal scute no. 5 and 4—7, males and females, respectively.

Coloration (preserved condition). All specimens (53—80 cm) including pregnant female (71 cm) pale brown or pale greybrown above; venter and labials whitish or cream, posterior part of the tail, upper part of supralabials and posterior infralabials if at all, slightly pigmented.

Biology

Dipsadoboa brevirostris has very large eyes (longest horizontal diameter of the eye 1.1—1.3 times the length of the snout in front of the eyes) and angulated ventrals, probably reflecting the same mode of life as postulated for *D. duchesnei*. A pregnant female (71 cm) had four eggs in its oviducts, each measuring about 27x8 mm (Loveridge, 1941).

Distribution

West African rainforests from Sierra Leone to Southwest Cameroon (Fig. 5).

Localities and material examined

SIERRA LEONE: Port Loko (Menzies, 1966) BMNH 1951.1.6.95. LIBERIA: Harbel (Loveridge, 1941) USNM 109645. GUINEA: no locality MCZ 18016; Dieke (Chabanaud, 1920; 1921; Angel, 1932) BMNH 1921.11.12.8; Seredou MNHNP 1960.147. IVORY COAST: Lamto (Roux-Esteve, 1969). GHANA: Bobiri Forest Reserve MCZ 67899; Bunso CAS 127475; Kade BH C10D1, CAS 135322—323, 146292;? Legon MHNG 1363.18. NIGERIA: Epe (100 miles E. of) BMNH 1961.1873. CAMEROON: Yabassi (Sternfeld, 1908).

Remarks

In spite of the general recognition of the present taxon, the differences between this and *Dipsadoboa duchesnei* are not especially pronounced. The size of the rostral shield (Chabanaud, 1920) cannot be used for separating the two taxa, nor can the condition (divided/undivided) of the anal shield (Boulenger, 1901; Sternfeld, 1908; Chabanaud, 1920). The condition (not contacting eye) of the loreal shield can only partly be used to separate the two forms (Table 1), and so can the condition: 4 infralabials only contact anterior pair of chin-shields (Table 2).

The number of ventral scutes seems to separate the two taxa with one exception, i. e., one of Chabanaud's (1920) syntypes had only 213 ventrals. Unfortunately, this count cannot be verified as the syntypes are missing (Lescure, pers. comm.)! Angel (1932), unfortunately, mixed Boulenger's (1901) and Chabanaud's (1920) counts giving the range of variation of the ventrals to 201—224 in *brevirostris*, a range of variation still appearing in more recent literature, e. g., Villiers (1975) and Doucet (1963).

The difference in ventral counts also reflect differences in the relative positions of the inner organs and there are significant differences in the positions of the heart and the liver (Fig. 6). With respect to the hemipenes there might be differences here as well as the lengths of the hemipenes in two specimens of *brevirostris* varied between 9—10 CS and between 6—9 in 23 specimens of *duchesnei*, only one having a length of 9 CS.

Zoogeographical evidence should not, and will not be used for judging taxonomic decisions, however, it is interesting to note that two other rain forest species, i. e., *Pseudohaje goldii* and *P. nigra* have almost identical distribution areas to those of *D. duchesnei* and *D. brevirostris*, respectively (Hughes, 1976; Courtois, 1979) (Fig. 9).

Concluding remarks

The present taxa seem to be very closely related and they probably constitute a monophyletic subgroup within *Dipsadoboa*.

With this third contribution to the systematics of *Dipsadoboa* the species with paired subcaudal scutes have been treated. The species with single caudal scutes will

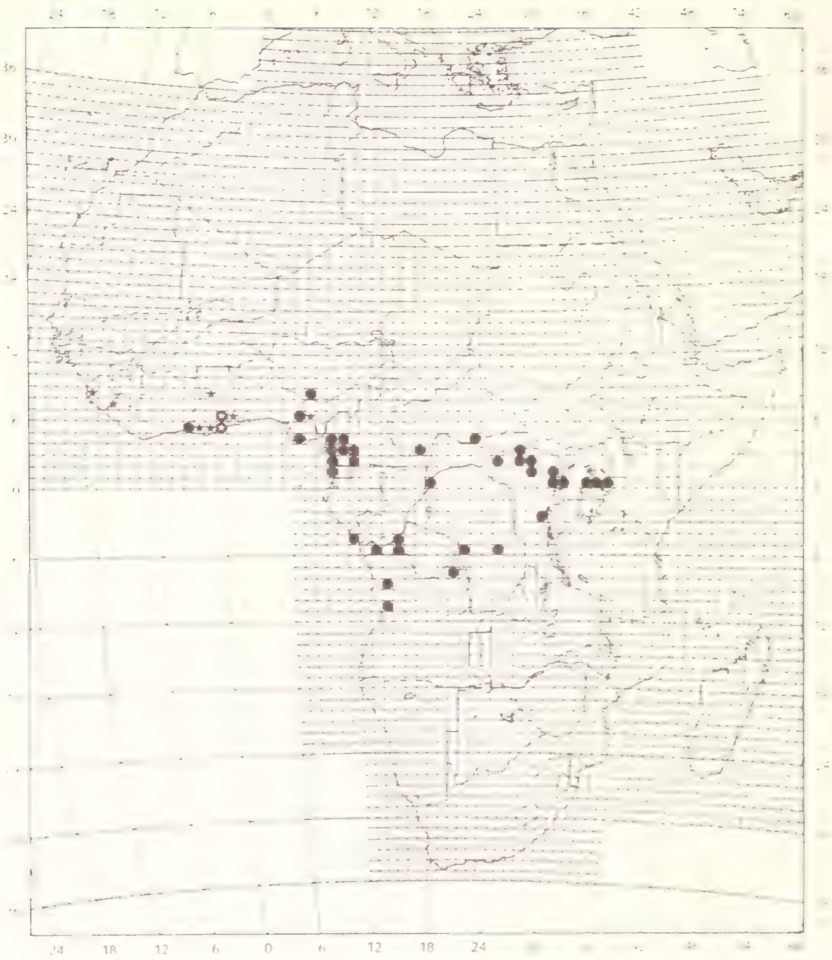


Fig. 9: Distributions of *Pseudohaje goldii* (dots) and *P. nigra* (stars). Compare with Fig. 5. Map modified from Hughes (1976) — by incorporation of Courtois (1979).

be treated in the fourth and last contribution (Rasmussen, in prep) which also will include keys and phylogenetic considerations.

Acknowledgements

I wish to express my cordial thanks to the following persons and institutions for making available preserved specimens in their care: Richard G. Zweifel (AMNH), Barry Hughes (BH), Colin McCarthy (BMNH), Robert C. Drewes (CAS), Hymen Marx (FMNH), G. Lenglet (IRSNB), Pere Alberch (MCZ), Jean-Luc Perret and Volker Mahnert (MHNG), Jean Lescure (MNHNP), E. Kramer (NMBA), Dirk Thys van den Audenaerde (RGMC), Ronald I. Crombie (USNM), Wolfgang Böhme (ZFMK) and Rainer Günther (ZMB). I also wish to thank Jean Lescure and Collin McCarthy for providing working facilities during my visit in MNHNP and BMNH, respectively. Further thanks are due to the technical staff of ZMUC for efficient assistance in the preparation of the manuscript and especially to the artist Robert Nielsen and my assistant Mogens Andersen. Support for travels to Paris and London has been gratefully received from the Danish National Research Council (Grant no. 81-6218) and from Zoological Central Institute, Copenhagen, respectively. Finally I am most grateful to Barry Hughes for his critical reading of the manuscript.

Zusammenfassung

Gegenwärtig werden zwei Unterarten von *Dipsadoboa duchesnei* unterschieden: *D. d. duchesnei* und *D. d. guineensis*. Die Unterschiede der beiden Formen wurden im Rahmen einer Neuordnung der Gattung analysiert. Es ergaben sich Unterschiede in den Schuppenzählungen und der relativen Position gewisser Organe. Aufgrund der vermeintlichen Überlappung der Ausbreitungsgebiete werden die beiden Taxa als vollgültige Arten angesehen, und folgende taxonomische bzw. nomenklatorische Änderungen wurden deshalb vorgenommen:

1. *Dipsadoboa duchesnei* (Boulenger) wird als monotypische Art angesehen. Sie tritt in Nigeria, Kamerun, Gabun, Kongo, Zaire und der Zentralafrikanischen Republik auf.
2. *Dipsadoboa nigeriensis* (Werner) ist mit *Dipsadoboa duchesnei* synonym.
3. *Dipsadoboa brevirostris* (Sternfeld) hat Vorrang vor *Dipsadoboa guineensis* (Chabanaud) und ist eine gültige Art. Sie kommt von Sierra Leone bis Kamerun vor.

References

Angel, F. (1932): Les serpents de l'Afrique occidentale Francaise. — Bull. Com. Etud. hist. scient. Afr. occid. fr. 15: 613—858.

Audenaerde, D. F. E. T. van (1965): Les serpents des environs de Leopoldville. — Rev. Zool. Bot. Afr. 72: 366—88.

Barbour, T. & A. Amaral (1927): Studies on African ophidia. — Bull. Antivenin. Inst. Am. 1: 25—27.

Bogert, C. M. (1940): Herpetological results of the Vernay Angola Expedition, with notes on African reptiles. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 77: 1—107.

Boulenger, G. A. (1901): Materiaux pour la faune du Congo. Batraciens et reptiles noveaux. — Ann. Mus. Congo, Zool., Ser. I. (2) 1: 7—14.

— (1919a): A list of the snakes of West Africa from Mauritania to French Congo. — Proc. Zool. Soc. Lond. (1919): 267—298.

— (1919b): Batraciens et reptiles recueillis par le Dr. C. Christy au Congo Belge dans les Districts de Stanleyville, Haut-Uele et Ituri en 1912—1914. — Rev. Zool. Afr. 7: 1—29.

Broadley, D. G. & R. A. Stevens (1971): An review of *Chamaetortus aulicus* Günther, with the description of a new subspecies from Malawi (Serpentes: Colubridae). — Arnoldia 5 (11): 1—11.

Chabanaud, P. (1916): Enumération des ophidiens non encore étudiés de l'Afrique occidentale appartenant aux collections du Muséum, avec la description des espèces et des variétés nouvelles. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 22 (7): 362—382.

— (1917): Revision de quelques reptiles d'Afrique et description de trois espèces nouvelles. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 23: 442—454.

— (1920): Contribution à l'étude de la faune herpétologique de l'Afrique occidentale. — Bull. Com. Etud. hist. Sci. Afr. occ. franc. (1920): 489—497.

— (1921): Contribution à l'étude de la faune herpétologique de l'Afrique occidentale. — Bull. Com. Etud. hist. Sci. Afr. occ. franc. (1921): 445—472.

Courtois, B. (1979): Note sur la description de deux specimens de *Pseudohaje goldii* (Boulenger) trouvés en Côte d'Ivoire Serpentes, Elapidae). — Bull. I. F. A. N. 40A: 212—214.

Doucet, J. (1963): Les serpents de la République de Côte d'Ivoire. — Acta trop., 20: 201—259 & 297—340.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltier-Fauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428.

Hughes, B. (1976): Zoogeography of West African False Cobraes (*Pseudohaje* ssp.). — Bull. I. F. A. N. 38A: 457—466.

— (1983): African snake faunas. — Bonn. zool. Beitr. 34: 311—356.

Joger, U. (1982): Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 313—342.

Lampe, E. (1911): Erster Nachtrag zum Katalog der Reptilien- und Amphibien-Sammlung des Naturhistorischen Museums der Stadt Wiesbaden. — Jahrb. Nassau. Ver. Naturk. (Wiesbaden) 64: 137—236.

Laurent, R. F. (1952): Batraciens et reptiles récemment acquis par le Musée du Congo Belge. — Rev. Zool. Bot. Afr. 45: 198—203.

— (1954): Apercu de la biogeographie des batraciens et des reptiles de la région des Grands Lacs. — Bull. Soc. Zool. France 79 (4): 290—310.

— (1956): Contribution à l'herpétologie de la region des Grands Lacs de l'Afrique centrale. — Anns Mus. r. Congo Belge (Sci. Zool.) 48: 1—390.

— (1960): Notes complémentaires sur les cheloniens et les ophidiens du Congo oriental. — Ann. Mus. r. Congo Belge (Sci. Zool.) 84: 1—86.

Leviton, A. E., R. H. Gibbs, E. Heal & C. E. Dawson (1985): Standards in herpetology and ichthyology: part I. Standard symbolic codes for insitutional resource collections in herpetology and ichthyology. — Copeia : 802—832.

Loveridge, A. (1941): Report on the Smithsonian — Firestone Expedition's collection of reptiles and amphibians from Liberia. — Proc. U. S. Nat. Mus. 91: 113—140.

Menzies, J. I. (1966): The snakes of Sierra Leone. — Copeia: 169—179.

Mertens, R. (1940): Zur Herpetologie Kameruns und Deutsch-Ostafrikas. — Zool. Anz. 131: 239—250.

Mocquard, M. F. (1902): Sur des reptiles et batrachiens de l'Afrique orientale anglaise, du Gabon et de la Guinée francaise (Region de Kouboussa). — Bull. Mus. Hist. Nat., Paris 8: 404—417.

Müller, L. (1910): Beiträge zur Herpetologie Kameruns. — Abh. math.-phys. Kl. Königl.-Bayer. Akad. Wiss., Kl. 2, 24 (3): 544—625.

Rasmussen, J. B. (1985): A new species of *Crotaphopeltis* from East Africa with remarks on the identity of *Dipsas hippocrepis* Reinhardt, 1843 (Serpentes: Boiginae). — Steenstrupia 11: 113—129.

— (1986): On the taxonomic status of *Dipsadoboa werneri* (Boulenger), *D. shrevei* (Loveridge), and *Crotaphopeltis hotamboeia kageleri* Uthmöller (Boiginae, Serpentes). — Amphibia-Reptilia 7: 51—73.

— (1989): On the taxonomic status of *Dipsadoboa aulica aulica* Günther and *D. aulica flavida* Broadley and Stevens, with the description of a new subspecies of *D. flavida* Broadley and Stevens (Boiginae, Serpentes). — Amphibia-Reptilia 10: 35—62.

Romer, J. D. (1953): Reptiles and amphibians collected in the Port Harcourt area of Nigeria. — Copeia: 121—123.

Roux-Estève, R. (1965): Les serpents de la région de la Maboké-Boukoko. — Cah. Maboké, Paris 3 (1): 51—92.

— (1969): Les serpents de la région de Lamto (Cote-d'Ivoire). — Ann. Univ. Abidjan (ser. E.) 2 (1): 81—140.

Schmidt, K. P. (1923): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909—1915. Part II: Snakes. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 49: 1—148.

Sternfeld, R. (1908): Die Schlangenfauna von Kamerun. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 3 (4): 397—432.

— (1909): Die Schlangen Kameruns. — Die Fauna der deutschen Kolonien, Berlin (1) 1: 1—28.

Trape, J. F. (1985): Les serpents de la région de Dimonika (Mayombe, République Populaire du Congo). — Revue Zool. afr. 99: 135—140.

Villiers, A. (1966): Contribution à la faune du Congo (Brazzaville). Mission A. Villiers et A. Descerpentries. — Bull. I. F. A. N. 28 A (4): 1720—1760.

— (1975): Les serpents de l'ouest Africain. — Init. afr. I. F. A. N. 2 (ed. 3): 1—190.

Werner, F. (1913): Neue oder seltene Reptilien und Frösche des Naturhistorischen Museums Hamburg. — Mitt. naturh. Mus. Hamburg 30 (2): 1—51.

— (1924 a): Neue oder wenig bekannte Schlangen aus dem Naturhistorischen Staatsmuseum in Wien. — Sitzb. Akad. Wiss. Wien 133: 29—56.

— (1924 b): Übersicht der Gattungen und Arten der Schlangen der Familie Colubridae. II Teil. — Arch. f. Naturg. 90 A: 108—166.

Witte, G. F. de (1941): Exploration du Parc National Albert, Mission G. F. de Witte (1933—1935). Batraciens et Reptiles. — Explor. Parc. nat. Albert 33: 1—261.

— (1953): Reptiles. — Explor. Parc. nat. Upemba Miss. de Witte 6: 1—322.

— (1955): La population des reptiles de la région des Mutsora (Kivu Nord). — Bull. Acad. Sci. Colon. N. S. 1 (2): 203—225.

— (1975): Serpents: Superfamille Booidea. — Explor. Parc. nat. Virunga (2. ser.) 24: 62—121.

Jens Bødtker Rasmussen, Zoological Museum, University of Copenhagen, Universitetsparken 15, DK-2100 Copenhagen Ø, Denmark.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 265—272	Bonn, Dezember 1989

A new Canarian lizard subspecies from Hierro Island (Canarian archipelago)

Luis F. López-Jurado

Abstract. *Gallotia simonyi machadoi* subsp. nov. is described from the mainland of Hierro, where a surviving population was discovered in 1975. The new lizard differs markedly in size and pholidotic characters from the typical subspecies, which lived on the Rock of Salmor until its extinction.

Key words. Reptilia, Lacertidae, *Gallotia simonyi*, new subspecies, Canary Islands.

Introduction

The first in-depth study of a relict population of large-sized lizards on Hierro (Canary Islands) was done by Antonio Machado in 1985. The presence of this animal in Hierro was first revealed by Böhme & Bings (1975, 1977) and a preliminary study "in situ" (Martinez-Rica 1982) was carried out in September 1975. Later discoveries of fossil remains at other places on the island demonstrated the former existence of this lizard on virtually all the island surface (Böhme et al., 1981; Bings 1985; and our own unpublished data).

The results obtained by Machado (1985) show differences of taxonomic value between this lizard and the specimens of *Gallotia simonyi simonyi* originating from the "Roque Chico de Salmor" (Hierro Island) kept in different zoological collections. Machado (1985) classified the taxon as *Gallotia* affinis *simonyi*. The aim of this work, thus, is to scientifically name this large-sized lizard which is today found in the "Fuga de Gorreta" on the Island of Hierro, one of the western islands in the Canarian archipelago.

Material and methods

In the locality of Frontera on Hierro Island the regional Canarian Government keeps several lizards of this species in captivity. Four were studied there on April 6, 1986: one male, two females and one juvenile. The results presented in this paper are based on the data obtained in the study of these four specimens, plus those already published by Machado (1985) and on other unpublished data that this author kindly passed on to us, and finally on our own data regarding fossil lizard remains from Hierro Island, and on several specimens of *Gallotia stehlini* from Gran Canaria Island.

Results

The name *Gallotia* affinis *simonyi* applied by Machado (1985) is not taxonomically valid when trying to include the species in conservation projects and on the international lists of threatened vertebrates. For this reason, and thanks to the morphological differences elaborated by Machado (1985), we may describe a new subspecies of the giant lizard of Hierro.

Gallotia simonyi machadoi, subsp. nov.

Holotype and locus typicus. — Live adult male (Fig. 1), presently (January 1989) in the custody of the "Dirección General del Medio Ambiente" (Head Office of the Environment) of the regional Government of the Canary Islands. Captured in the "Fuga de Gorreta" (Hierro Island) in November 1985 by Mr. Carlos Naeslund and kept in captivity in the field station of Frontera (Hierro Island). The holotype will be deposited in the Museo Insular des Sciencias Naturales, Santa Cruz de Tenerife, after its death.

Diagnosis. A subspecies of *Gallotia simonyi* characterized by smaller body size, a more rounded head, and larger masseteric and tympanic scales. Adult coloration black or dark brown with lemon yellow lateral spots.

Description of the holotype. — An adult male weighing 243 grams, snout-vent length 182 mm and tail length 238 mm (Fig. 1). Back dark brown, blacker in the center. One row of lateral spots from the scapular to the pelvic area (over fore and hind-limb joints respectively). This row consists of six spots. The first two (scapulars) are a very conspicuous lemon yellow color and round. The next four are smaller, also yellow but quite a bit paler, and they become progressively less prominent. The two rows of spots below are generally similar in color to this one. The first of these is situated at the level where the last dorsal scales border the ventral scales and consists of four spots similar in size to those in the previously described row but having more irregular shapes. The last two spots are very light yellow. The bottom row of spots, identical in color to the second row, is distributed clearly along the line formed by the lateralmost ventral scales, and their shape is even less defined and more mottled. Dorsal part of the head and temporal area are black. Yellowish-orange iris. Supralabials, infralabials and submaxillars are predominantly black with dark rose-colored stippling. Fore and hind limbs same color as back. Dark gray throat with collar and gular fold present. Pale gray belly and grayer in the anterior half; tail is a dark color similar to back. The temporal region is formed by many small scales and one masseteric scale much larger and differentiated from the rest. Collaria 13, gularia 31, longitudinal series of ventral scales 18, transverse series of ventral scales 35, dorsalia 91, femoral pores 27/24, scales in one ring of tail 47, supraciliar lamellae 6/6, supraciliar granula 13/11. Tricuspid teeth. More biometrical and pholidotic data in table 1 (see also Machado 1985).

Paratypes. — Two adult females and one juvenile, same data as for the holotype; also included is a series of bones from the "Caserio de Guinea", an archaeological complex from prehispanic times situated at the foot of the Fuga de Gorreta; the series (Figs. 3—5) is deposited in the herpetological collection of the Animal Biology Laboratory of the Veterinarian Faculty of Las Palmas University (H- 1 to H-14).

Description of female 1. Dark brown ground color, blacker in the center of the back. This brown color is largely due to the shedded skin which is still attached. Head black dorsally and temporal region also black. The collar is slightly jagged and gular fold distinct. Laterally similar in color to the back as is the tail. Ventrally pale beige in color, grayer in the anterior half; tail also pale beige on the underside. Laterally the first row of spots (scapular-pelvic) is just one ocellus lemon yellow in color, situated just over the forelimb joints, and is not visible when the animal is at rest due to a cutaneous fold that completely hides it. A small yellow spot in this row is also seen at the point where the third ocellus should be. The second row only has the three anteriormost yellow spots. Four yellow spots constitute the third row (the

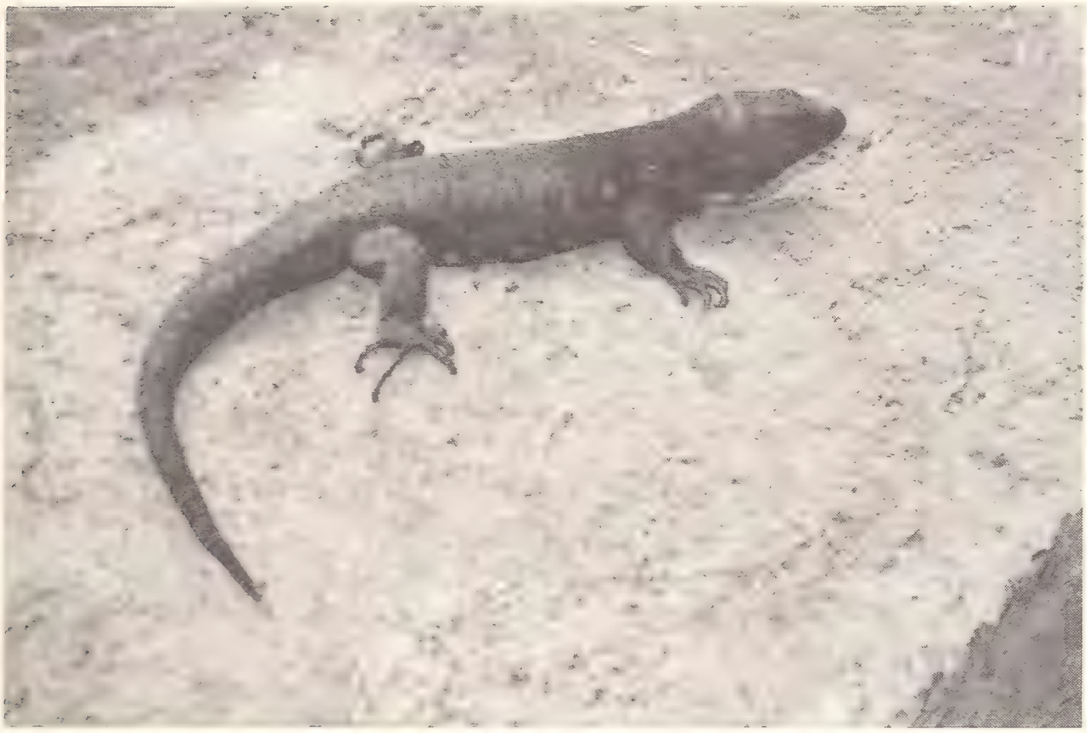


Fig. 1. *Gallotia simonyi machadoi* subsp. nov., adult male, holotype.

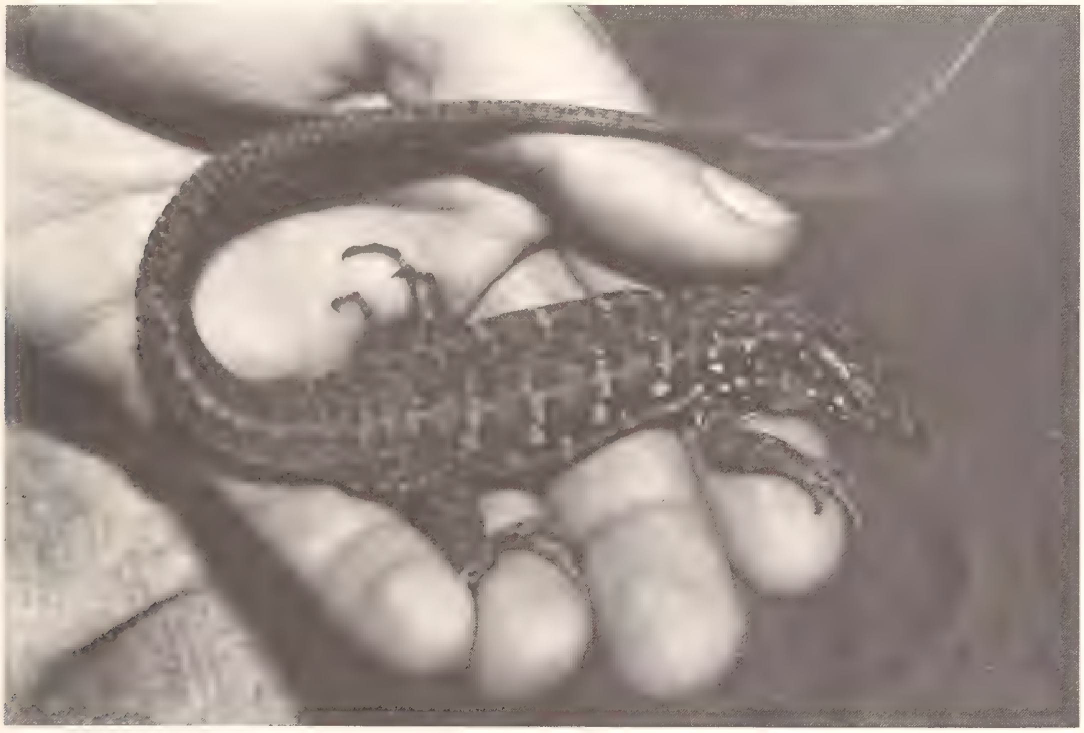


Fig. 2. *Gallotia simonyi machadoi* subsp. nov., juvenile, paratype.

anterior two, more prominent), larger than those in the second row and distributed on the lateralmost ventral scales on each side. The anterior surfaces of the thighs show some groups of scales that give this area a pinky shade. The lower surfaces of the hands and feet are black. Large nostrils and yellowish-orange iris; very dark submaxillars, almost black. Gulars also very dark, becoming grayer towards the collar. This gray turns into beige towards the middle of the belly. Tricuspid teeth.

Description of female 2. — Dorsal ground color dark brown, almost black. Head black. Darker ventrally than the first female. The rosy shade of the anterior surfaces of the thighs is also fainter though still evident. Rest of body coloration the same as for the female previously described. Only the scapular ocellus appears in the first row of spots, clearly visible and lemon yellow in color and a small spot in place of the second ocellus. Only the fourth ocellus appears in the second row, together with small remnants of the second and third. The third row presents five yellow spots each divided into two parts, the upper part is situated where the dorsal and ventral scales meet and the lower part across the lateralmost ventral scales.

Description of the juvenile (Fig. 2). — It presents a general pattern of spots which run from two beige lateral bands, starting at the fourth supraocular scale level and reaching the dorsal proximal part on the tail. At regular intervals of approximately 1 cm each band

Table 1: Pholidotic (up) and biometrical (bottom) data obtained from the type series. Symbols as follows: M = male, F = female, YNG = young, C = Collaria, G = Gularia, LV = longitudinal series of ventral scales, TV = transversal series of ventral scales, D = dorsalia, FP = femoral pores, L4°T = lamellae under fourth toe, ST = scales in one ring of the tail, SS = supraciliaria scales, SG = supraciliaria granula, W = weight in grams; and in millimeters, SVL = snout vent length, TL = tail length, PL = pileus length, PW = pileus width, HWE = head width at the level of the eyes, HH = head height, DAL = distance arm—leg, AL = arm length, LL = leg length and 4°TL = 4° toe length.

Sex	C	G	TV	LV	D	FP	L4°T	ST	SS	SG
M	13	31	35	18	91	27/24	31/32	47	6/6	13/11
F-1	15	26	35	20	93	26/24	30/29	44	5/5	10/10
F-2	13	32	34	19	90	18/21	30/29	—	6/6	11/11
YNG	14	32	36	18	92	25/24	—	43	5/6	11/11

Sex	W	SVL	TL	PL	PW	HWE	HH	DAL	AL	LL	4°TL
M	243,3	182,2	238,2	46,3	19,3	7,3	21,7	95,5	69,9	95,6	26,1
F-1	239,9	172	252,2	38,3	17,6	6	18,7	95,2	58,4	82,6	25
F-2	157	162,2	—	36	16,6	5,5	17,8	77,1	56,4	81	21,9
YNG	21	81	178	20,7	10	2,7	10,7	41,7	31,3	49,1	16,7

Table 2: Biometrical and pholidotic data for the three taxa mentioned in the text. Data taken from Machado (1985 and unpubl.), Bischoff (1985) and the author's files. Symbols as follows: SVL = snout vent length, and PL = pileus length, in millimeters; LV = longitudinal series of ventral scales, and TV = transverse series of ventral scales.

	simonyi	*machadoi*	*stehlini*
Max. SVL	255	187	280
Max. PL	60	46.3	75
LV	18—23	17—21	14—20
TV	31—36	34—35	32—36
Femor. Por.	27—33	18—30	25—28
Gularia	28—36	26—34	35—49
Collaria	9—13	13—17	10—18

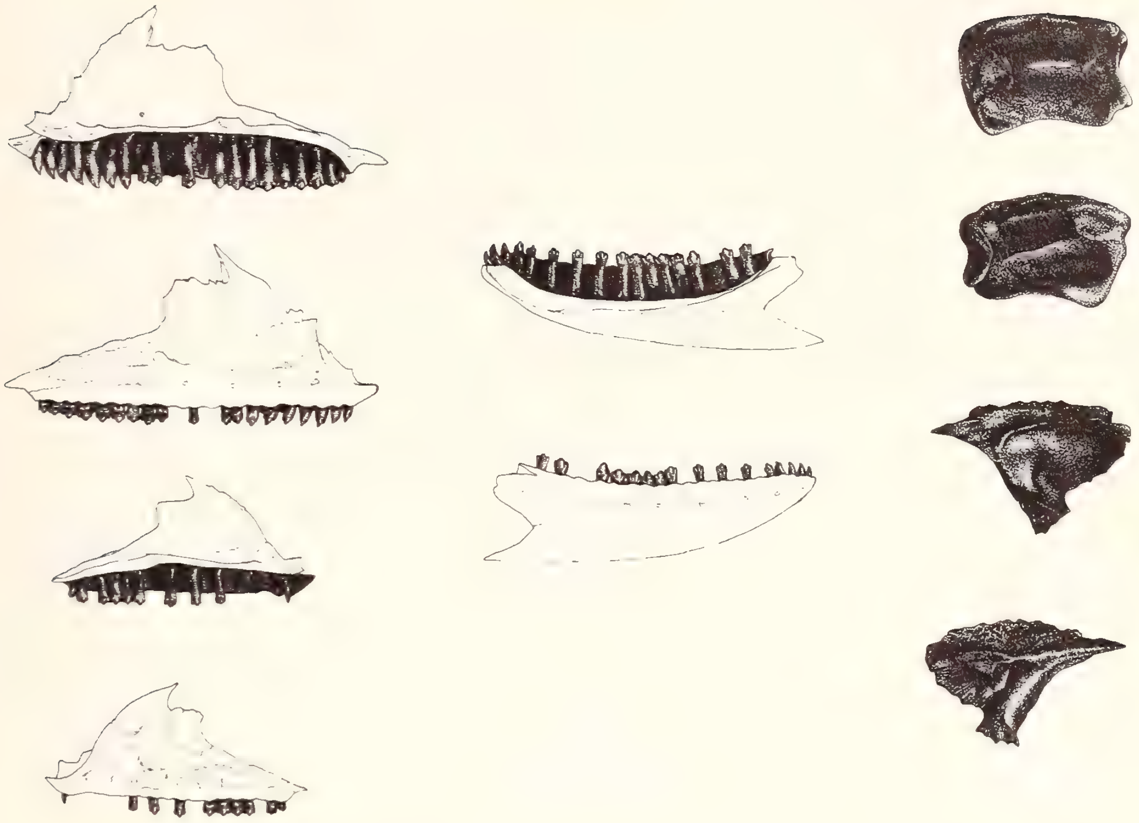


Fig. 3. Maxillary, dentary, quadrate and nasal of *Gallotia simonyi machadoi* subsp. nov. from the archaeological site of Guinea, Hierro. See text for measurements. Drawn by Antonio Sánchez.

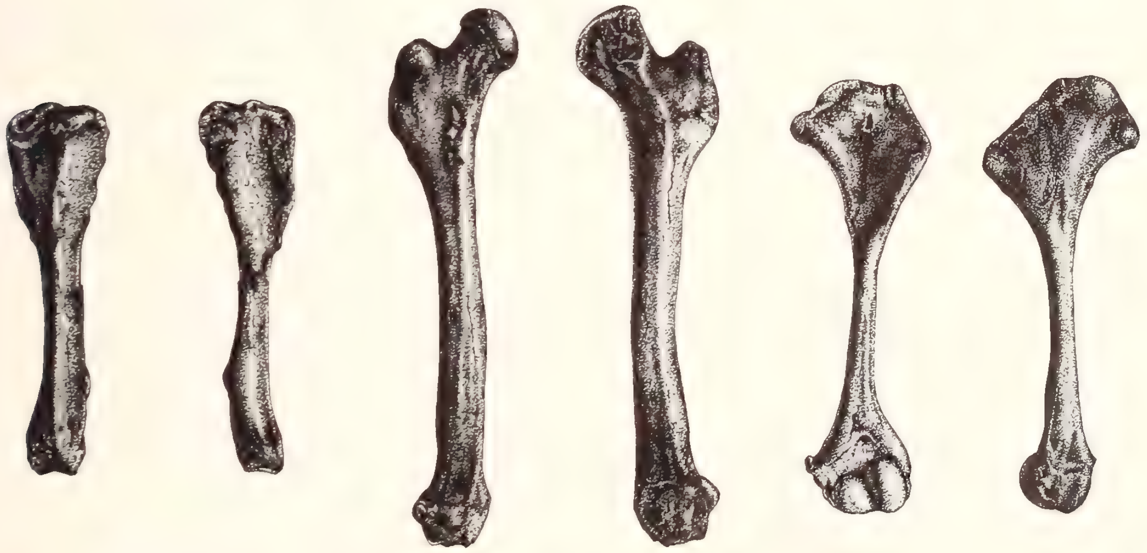


Fig. 4. Tibia, femur and humerus of *Gallotia simonyi machadoi* subsp. nov.

widens out laterally into two extensions of the same color. The rest of the back is a very dark brown ground color, almost black, with irregular areas of brown stippling. Dark brown limbs, almost black, with brownish circular small spots. Laterally is shows three rows of yellow spots. The uppermost one has nine ocelli running from the scapular to the pelvic region. Next there is a distinctly beige-colored band similar to the dorsolaterals all along the body. Below there is a new row of four yellow spots across the lateralmost dorsal scales, and finally another four yellow spots across the lateralmost ventral scales. The lizard has a pinkish-beige belly with many brown spots. The lower surfaces of the hands and feet are brown, with black fingers.

Gray gulars with rows of light brown scales parallel to the submaxillars coming together at the chinshield. On the submaxillars, temporal region and around the tympanum there are small groups of pinkish-beige scales distributed irregularly. The parameters corresponding to the pholidosis and pattern are shown in table 1.

Description of the fossil remains. — Unfortunately no bone remains of the typical subspecies from Salmor Rock are available for study; the measurements and figures of the new subspecies (Figs. 3—5) are given mainly as a documentation and to provide raw data for future work on fossil and recent bone materials. The numbers given in parentheses refer to the Las Palmas collection; characters and dimensions are as follows: dentary 25.2 mm long with 21 tricuspid teeth (H-1), maxillary 30 mm long, 21 tricuspid teeth (H-2), dentary of 13.1 mm length with 18 tricuspid teeth (H-3), maxillary of 19.3 mm length with 19 tricuspid teeth (H-4), nasal 13.9 mm (H-5), sternum 22 mm (H-6), clavicle 16.1 mm (H-7), quadrate 12.4 mm (H-8), tibia 27.4 mm (H-9), femur 40.3 mm (H-10), humerus 32.5 mm (H-11), dorsal vertebra 10.7 mm (H-12), cervical vertebra 7 mm (H-13), lumbar vertebra 9.3 mm long and 20 mm wide (H-14). Further measurements are found in Hutterer (1985).

Distribution. — Presently the lizard only occurs in the “Fuga de Gorreta”, an area with cliffs 1100 meters high located in the northeast of Hierro island (Machado, 1985). Their former distribution seems to have extended virtually throughout the island (Bings 1985; our own unpublished data).

Variability. — The scarce variability in coloration and pattern observed in the few animals studied is also reported by Machado (1985).

Comparisons. — Within the context we are dealing with, it is necessary to point out the chief characters which differentiate *Gallotia simonyi simonyi* and *Gallotia stehlini* from the taxon described in this article; in order to solve the questions which have been raised concerning the taxonomic assignment of *stehlini* (see for example Salvador 1985). Table 2 shows the maximum values recorded for the snout-vent length and the pileus length in the three taxa, as well as the variation observed in 5 pholidotic characters (data for *G. simonyi* from Machado 1985; data for *G. stehlini* from our own data taken from 430 specimens of two populations). From the results it can be shown that *G. stehlini* is the largest contemporary taxon of *Gallotia* and perhaps of the entire Lacertidae family. Moreover, the temporal regions of the three taxa are different. While in *Gallotia simonyi simonyi* almost all the scales are big and relatively similar in size, the masseteric and sometimes the tympanic scales in *stehlini* and *machadoi* are much larger (see also Machado 1985). In addition, the teeth are tricuspid in *Gallotia simonyi simonyi* and in *G. s. machadoi*, but tetracuspid in *G. stehlini* (Hutterer 1985).

In short, the relationship between the lizard that inhabited the “Roque Chico de Salmor” (*Gallotia simonyi simonyi*) and the one which presently is found in the “Fuga de Gorreta” on the mainland of Hierro seems clear, the former originating through evolution of the latter in an extremely restricted insular environment. The relationship between *simonyi* and *stehlini* must have been established far back in time, within the general context of monophyletism of the genus *Gallotia* (López-Jurado et al., 1986), and perhaps the morphological and chromatic similarities we observe today are either the result of morphological convergence or else reminiscent of a clear, though very old kinship.

Etymology. — This subspecies is named in honor of my friend Antonio Machado Carrillo, whose data constituted the basis for this description.

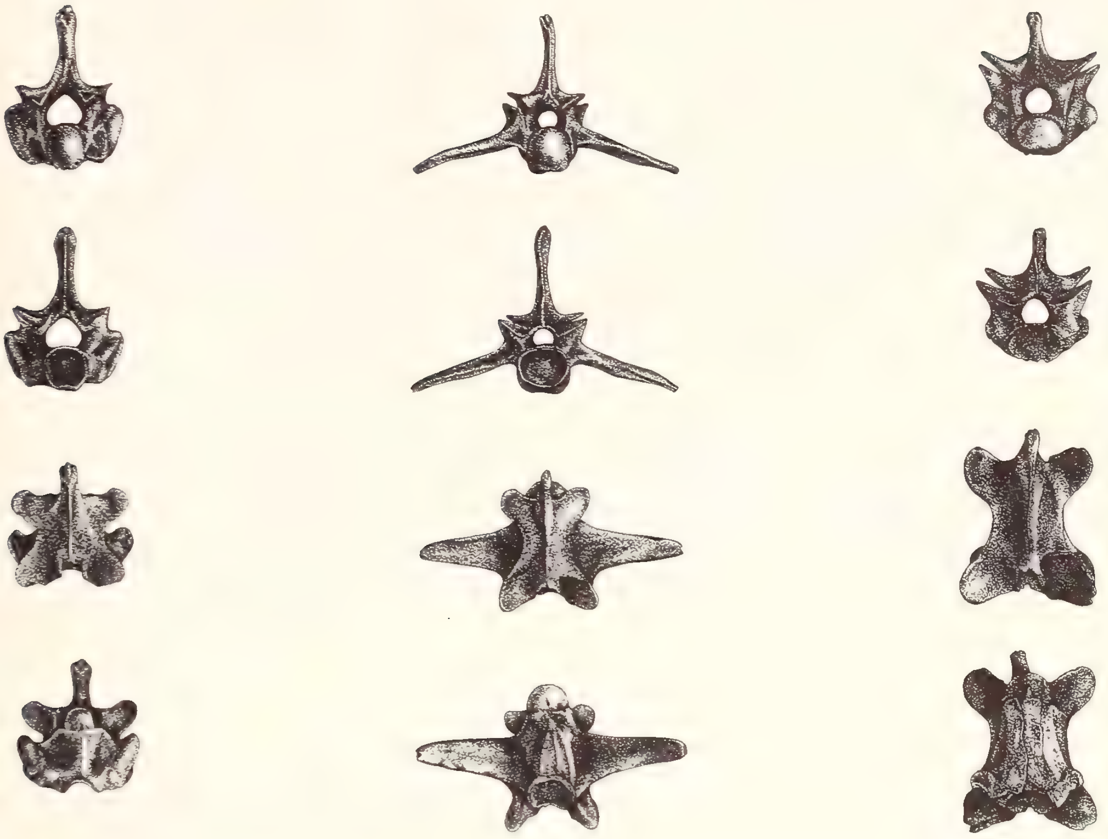


Fig. 5. Dorsal, cervical and lumbar vertebrae of *Gallotia simonyi machadoi* subsp. nov.

Acknowledgements

To Mr. Antonio Sánchez for the drawings of the bones and to Dr. Rainer Hutterer for his help with the manuscript edition.

Zusammenfassung

Von der Kanareninsel Hierro wird eine neue Unterart der Rieseneidechse, *Gallotia simonyi machadoi*, beschrieben. Die Population wurde 1975 entdeckt und unterscheidet sich von der ausgestorbenen Nominatform des Salmorfelsens durch Größe, Form des Kopfes und Pholidosemerkmale.

Bibliography

Bings, W. (1985): Zur früheren Verbreitung von *Gallotia simonyi* auf Hierro, mit Vorschlägen zur Wiederansiedlung. — Bonn. zool. Beitr. 36 (3—4): 417—428).

Bischoff, W. (1985): Die Herpetofauna der Kanarischen Inseln V. — herpetofauna 7 (38): 11—21.

Böhme, W. & W. Bings (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria : Lacertidae). — Salamandra 11 (1): 39—46.

— & W. Bings (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Salamandra 13 (2): 105—111.

—, W. Bischoff, H. K. Nettman, S. Rykena & J. Freundlich (1981): Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia : Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 32 (1—2): 157—166.

Hutterer, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36 (3—4): 365—394.

López-Jurado, L. F., J. Cano, M. Baez & G. Ortega (1986): Estudios sobre la herpetofauna canaria. I. El cariotipo de *Gallotia simonyi stehlini* y de *Gallotia atlantica* en poblaciones de la isla de Gran Canaria. — Amphibia & Reptilia 7 (2): 259—270.

Machado, A. (1985): New data concerning the hierro Giant Lizard and the lizard of Salmor (Canary Islands). — Bonn. zool. Beitr. 36 (3—4): 429—470.

Martinez-Rica, J. P. (1982): Primeros datos sobre la población de lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* Steindachner) de la isla de Hierro. — Amphibia & Reptilia 2 (4): 369—380.

Salvador, A. (1985): Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Peninsula Ibérica, Islas Baleares y Canarias. — A. Salvador ed., Madrid; 212 pp.

Dr. Luis F. López-Jurado, Department of Animal Biology, Veterinarian Faculty, University of Las Palmas, C/Fco. Inglott Artiles 12, 35016 Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands (Spain).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 273—283	Bonn, Dezember 1989

Three new species of the genus *Myrsidea* Waterston (Mallophaga, Menoponidae) parasitic on African shrikes (Aves, Laniidae)

H. F. Klockenhoff† & J. Tendeiro

Abstract. Three new species of chewing lice of the genus *Mysidea* parasiting on African shrikes are named and described: *Nyrsidea eurocephali* (from *Eurocephalus anguitimens*), *M. prionopsis* (from *Prionops plumata*) and *M. tchagrae* (from *Tchagra senegala*).

Key words. Mallophaga, Menoponidae, *Mysidea*, taxonomy, new species, Aves, Laniidae, Africa.

Introduction

The parasites described in this report were studied and recognized as new by Heinrich F. Klockenhoff of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. He had prepared drawings of the species and was working on their description (as documented by several letters exchanged with J. Tendeiro about this subject) when he suddenly suffered a heart attack and died on the 18th February 1984 (see Rheinwald 1984 for an obituary). Later the original material as well as the drawings of the new species were restudied by J. Tendeiro, who then wrote the text and prepared the final manuscript. The material on which this study is based is deposited in the British Museum (Natural History), London (BMNH) and in the South African Institute for Medical Research, Johannesburg (SAIMR).

Descriptions of new taxa

Myrsidea eurocephali n. sp.

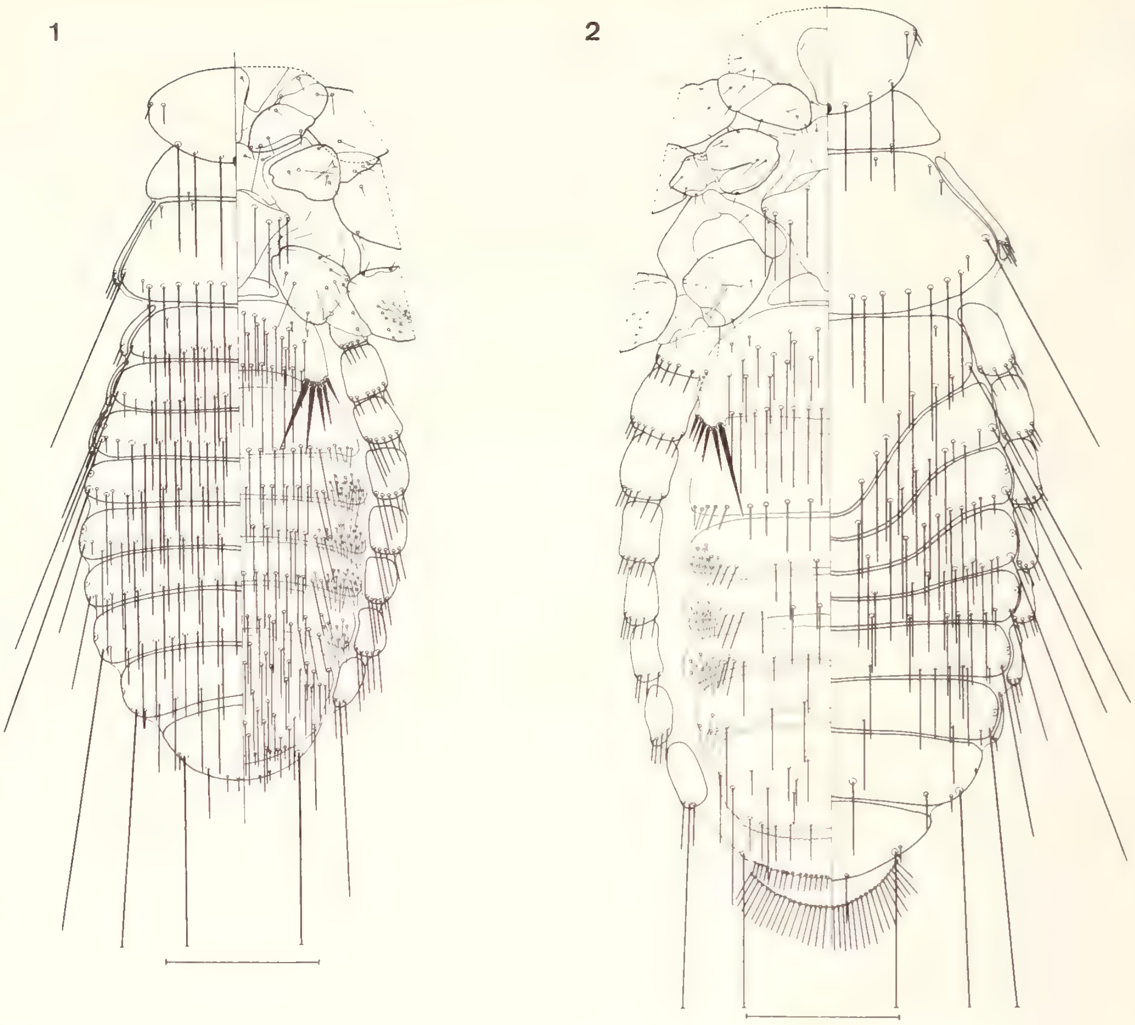
(Figs. 1, 2, 7, 10, 11, 16 and 20)

Material examined. BMNH 2 ♂, 2 ♀, from *Eurocephalus anguitimens* Smith (leg. F. Zumpt, Gravelotte, N. Transvaal, 12. 7. 1958, B. M. 1959—273; 2 larvae, from "E. anguitimens rüppelli" [= *E. rueppelli* Bonaparte]. SAIMR: 1 ♂, from *E. anguitimens*, received from the ZFMK (leg. R. P. Bossett, Majinji, Nuanetsi, Rhodesia = Zimbabwe, 25. 1. 1968).

Types: Holotype (♀) and allotype (♂), from *E. anguitimens*, in BMNH; paratypes, from *E. anguitimens*, in BMNH and SAIMR, and from *E. rueppelli*, in BMNH.

Hypopharynx fully developed. Female much longer than male, in the studied specimens respectively 1.89—1.95 mm (n = 2; $\bar{x}$ = 1.92 ± 0.3; V = 2.19) and 1.57—1.62 mm (n = 3; $\bar{x}$ = 1.6 ± 0.02; V = 1.81) of total length. Tergum I of female enlarged and greatly prolonged backwards. Male genital sclerite very distinctive.

Head (Fig. 16) not much prominent at the temples, in the female with 0.4 mm of length (n = 2) by 0.54—0.55 mm of breadth ($\bar{x}$ = 0.55 ± 0.01; V = 1.28), cephalic index 1.35—1.38 ($\bar{x}$ = 1.37 ± 0.02; V = 1.54); and, in the male, 0.33—0.36 mm (n = 3; $\bar{x}$ = 0.35 ± 0.26; V = 4.32) by 0.48—0.5 ($\bar{x}$ = 0.49 ± 0.01; V = 2.43), cephalic



Figs. 1—2: *Myrsidea eurocephali* n. sp., thorax and abdomen of male (1) and female (2). Scale = 0.25 mm. All drawings by S. Lankhorst.

index 1.39—1.45 ($\bar{x}$ = 1.42 ± 0.02; V = 2.18). Clypeal margin usually smoothly rounded. Anterolateral margins moderately swollen backwards. Hypopharynx fully developed. Preocular seta 10 (see Th. Clay 1966, 1969) with 54—65 μ of length in the female (n = 4; $\bar{x}$ = 59.25 ± 2.39; V = 8.09) and 77 μ in the male (n = 2), and seta 11 repectively with 92—107 μ ($\bar{x}$ = 98.75 ± 3.2; V = 6.48) and 88—92 μ ($\bar{x}$ = 90 ± 1.16; V = 2.57); ratio 10/11 0.56—62 in the female ($\bar{x}$ = 0.6 ± 0.01; V = 4.17) and 0.62—0.67 in the male ($\bar{x}$ = 0.64 ± 0.01; V = 5.43). Gular plate light brown, with the anterior transversal arms slightly diverging backwards, converging anteriorly to the subgenal sutures and surrounding the lighter, large oval, sitophoral area. Postoccipital suture very narrow, brown, without anterior prolongations. Temples not broad, moderately bent backwards.

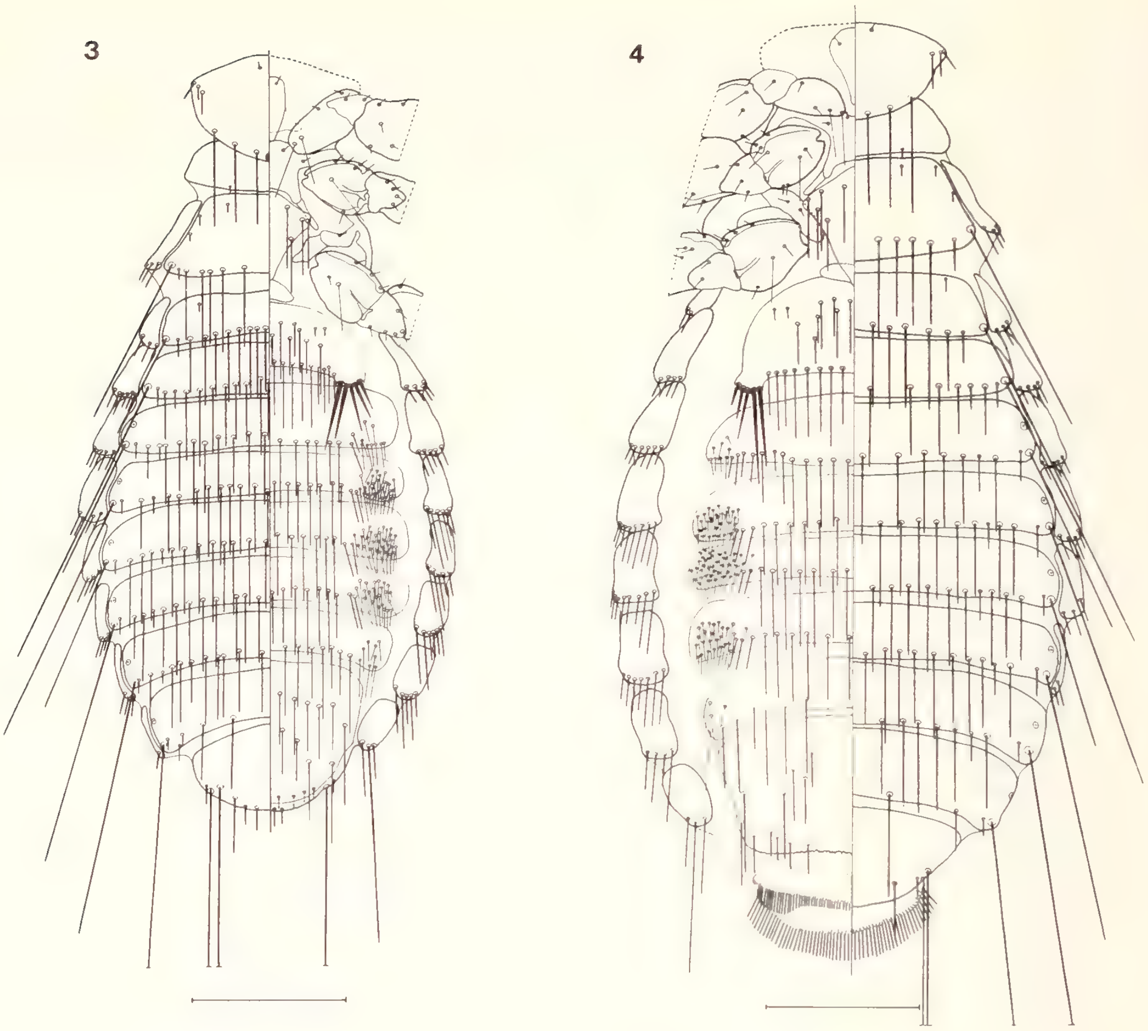
Thorax with the pronotum developed, mainly in the female; width 0.35—0.36 mm (n = 2; $\bar{x}$ = 0.36 ± 0.01; V = 1.97) in the female and 0.3—0.32 mm (n = 3; $\bar{x}$ = 0.31 ± 0.01; V = 3.23) in the male, with 2—3 short anterolateral setae and 3 + 3 long setae on the posterior margin. Metanotum greatly developed, large and wide, in the female with 0.57—0.61 mm of breadth (n = 2; $\bar{x}$ = 0.59 ± 0.02; V = 4.75), having the anterior margin straight, the lateral subconcavous, the posterior subconvex, with 11—13 ($\bar{x}$ = 12 ± 1; V = 11.78) long, posterior and 2 very short posterolateral setae, and the postero-outer angles rounded, with 1 very long seta; in the males, less developed, with 0.43—0.48 mm of breadth (n = 3; $\bar{x}$ = 0.46 ± 0.02; V = 6.26), also with 11—13 long posterior setae and, on each side, 1 very short posterolateral seta. Metasternal plate brown, lozange-shaped, broader and the apex slightly produced in the female, normal and narrower in the male, with 1 anterior and 3 anterolateral setae (♀, ♂).

Abdomen oval, in the female with 1.02—1.07 mm of length (n = 2; $\bar{x}$ = 1.05 ± 0.02; V = 3.35) by 0.75—0.79 mm of breadth ($\bar{x}$ = 0.77 ± 0.02; V = 3.64); and, in the male, 1.52—1.62 mm (n = 3; $\bar{x}$ = 1.6 ± 0.02; V = 1.81) by 0.85—0.86 mm ($\bar{x}$ = 0.66 ± 0.58; V = 0.7). In the female, tergum modified, enlarged and greatly prolonged backwards, with the posterolateral margins sinuous, round behind; terga II—V narrowed and arched medianly, less on V; terga VI—VIII of the female and I—VIII of the male normal. Tergal setae of the female (n = 2): terga I and VI 13—14 marginal setae ($\bar{x}$ = 13.5 ± 0.5; V = 5.24), II 13—16 ($\bar{x}$ = 14.5 ± 1.45; V = 14.63), III 14—17 ($\bar{x}$ = 15.5 ± 1.45; V = 13.68), IV 16, V 15—16 ($\bar{x}$ = 15.5 ± 0.5; V = 4.56), VII 5—7 ($\bar{x}$ = 6 ± 1; V = 23. 57), VIII 4—5 ($\bar{x}$ = 4.5 ± 0.5; V = 15.71), and total 96—118 ($\bar{x}$ = 107 ± 11; V = 14.54); and, of the male (n = 3): tergum I 13—14 ($\bar{x}$ = 13.67 ± 0.33; V = 4.22), terga II and VII 14—16 ($\bar{x}$ = 14.67 ± 0.67; V = 7.88), III 14—15 ($\bar{x}$ = 14.33 ± 0.33; V = 4.03), IV 16—18 ($\bar{x}$ = 16.67 ± 0.67; V = 6.93), V 16—17 ($\bar{x}$ = 16.67 ± 0.33; V = 3.46), VI 16—18 ($\bar{x}$ = 17 ± 0.58; V = 5.88), VIII 9—10 ($\bar{x}$ = 9.33; V = 6.18), and total 116—120 ($\bar{x}$ = 117.33 ± 1.33; V = 1.97). Sternite II very enlarged in the female, with the posterolateral angles pedunculate, less enlarged in the male, and with numerous scattered anterior setae and 14—16 moderate marginal setae (♀, ♂); aster of the female with 5 + 5 or 5 + 6 stout spine-like setae on the posterolateral, not pedunculate, angles of the sternite, the inner one much longer, and, in the male, 5 + 5, the inner less longer, also on not pedunculate angles; sternites III—VII without anterior setae and with a continuous row of short to moderately long marginal setae, a few (6—8) in the female, numerous (16—20) in the male; sternites III—VI with lateral brushes of small setae, incipient on segments III (♂) or III and VII (♀), relatively scarce on segments IV—VI of the female, more numerous in the male. Pleurites relatively wide in the female and less in the male, narrowing backwards, without anterior setae; inner pleural setae VIII slightly longer than the outer ones. Male genitalia: inwardly directed terminal arm of the basal plate short; parameres relatively feeble, gently divergent; genital sclerite very distinctive, widened, rounded and with a pair of short processes in front (when in situ), elongate and attenuated backwards. Vulvar margin moderately serrated along all its extension; anal fringe (♀) as in fig. 2.

Myrsidea prionopsis n. sp.

(Figs. 3, 4, 8, 12, 13, 17 and 21)

Material examined. BMNH: 1 ♂, 1 ♀, from "Prionops plumata" [= *P. plumata poliocephala* (Stanley)] (Chicualcuala, Limpopo River, Port. East Africa = Mozambique, 13. 7. 1953, BM 1954—474); 1 ♂, from *P. plumata angolica* Grote (M/L 123, Luanshya, N. Rhodesia = Zambia, 3. 7. 1955, BM 1956—310). SAIMR: 5 ♂, 3 ♀, from "P. plumata" [= *P. plumata poliocephala*], respectively 2 ♂, 1 ♀ (Z. M. 1414/18, Chicualcuala, Limpopo River, Port. East Africa = Zululand, S. Africa, 7. 3. 1965); 2 ♂, 2 ♀, from "Prionops plumata"[= *Prionops plumata poliocephala*] (leg. Eastwood & Downes, Beit. Bridge Distr., Rhodesia = Zimbabwe. 5. 8. 1970).



Figs. 3—4: *Myrsidea prionopsis* n. sp., thorax and abdomen of male (3) and female (4). Scale = 0.25 mm.

Types: Holotype (♂), from *P. plumata angolica*, in BMNH; paratypes (♂, ♀), from *P. plumata poliocephala*, in BMNH and SAIMR.

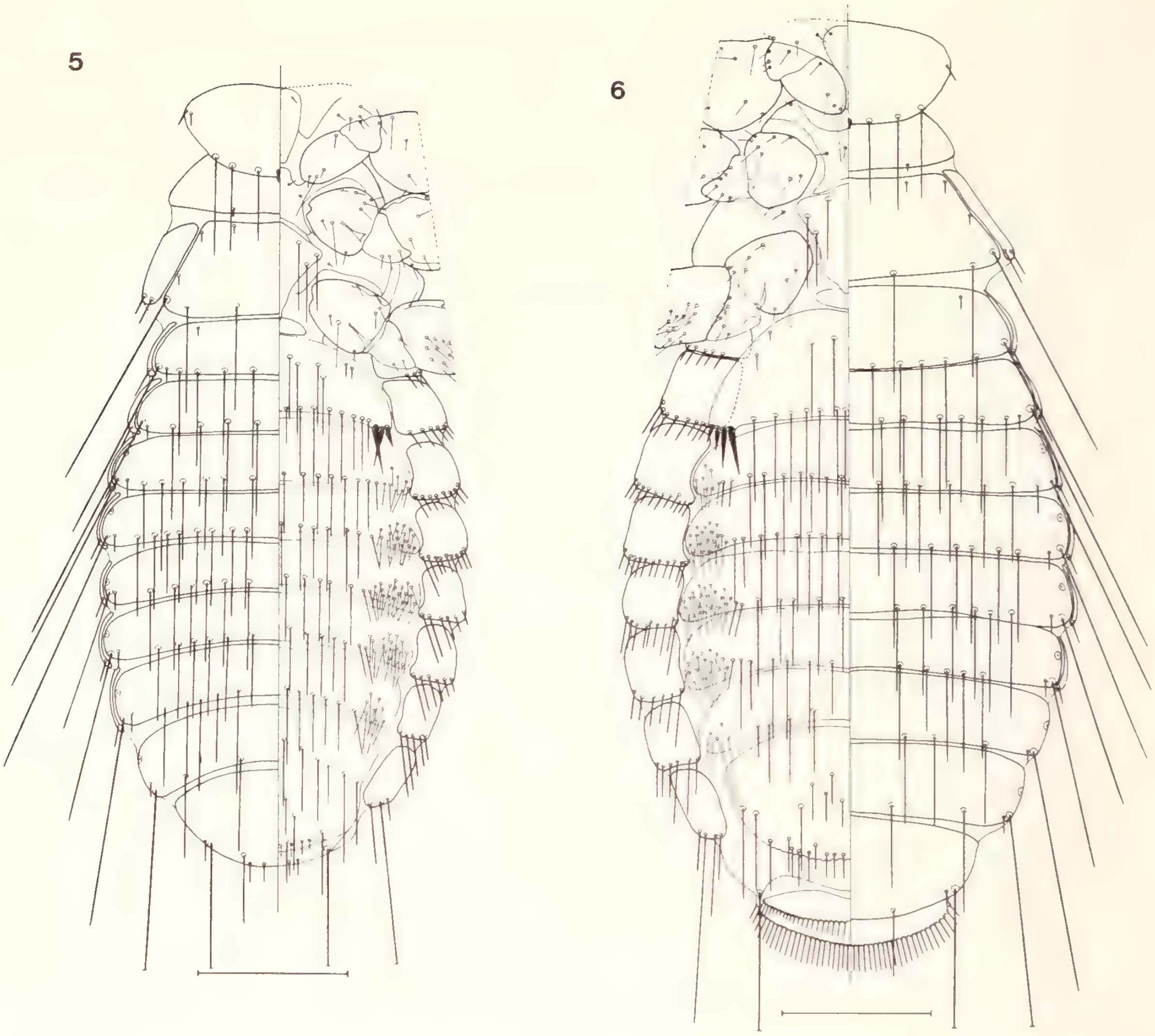
Hypopharynx slightly reduced. Female not much longer than male, in the measured specimens from *P. plumata poliocephala* respectively 1.63—1.82 mm (n = 3; $\bar{x}$ = 1.73 ± 0.05; V = 5.5) of total length in the female and 1.55—1,84 mm (n = 5; $\bar{x}$ = 1.6 ± 0.02; V = 2.43) in the male; and, in the male from *P. plumata angolica*, 1.6 mm. Tergum I of female normal, not arched or prolonged backwards. Male genital sclerite very distinctive.

Head (Fig. 17) prominent at the temples, in the females from *Prionops plumata poliocephala* with 0.32 mm of length (n = 3; $\bar{x}$ = 0.32) by 0.51—0.52 mm of breadth ($\bar{x}$ = 0.52 ± 0.003; V = 1.17), cephalic index 1.59—1.63 ($\bar{x}$ = 1.6 ± 0.01; V = 1.43); and, in the males, 0.3—0.33 (n = 5; $\bar{x}$ = 0.31 ± 0.01; V = 4.78) by 0.46—0.49 mm ($\bar{x}$ = 0.47 ± 0.01; V = 2.78), cephalic index 1.42—1.53 ($\bar{x}$ = 1.49 ± 0.02; V = 3.02); and in the male from *P. plumata angolica*, 0.33 mm by 0.46 mm, cephalic index 1.39. Clypeal margin smoothly roundish. Anterolateral margins almost regularly swollen. Hypopharynx slightly reduced. Preocular seta 10 with 54—61 µ of length in the female (n = 3 setae; $\bar{x}$ = 58.67 ± 2.33; V = 6.89) and 50—61 µ in the male (n = 8; $\bar{x}$ = 56.89 ± 1.43; V = 7.12) from *P. plumata poliocephala*; seta 11 with 92—100 µ in the female of the same host ($\bar{x}$ = 96 ± 2.31; V = 4.17); ratio 10/11 respectively

0.59—0.64 ($\overline{x}$ = 0.61; V = 3.76) and 0.52—0.68 ($\overline{x}$ = 0.6 ± 0.02; V = 9.12). In the male from *P. plumata angolica* the seta 10 measured 57 at one side and 61 at the other ($\overline{x}$ = 59 ± 2; V = 3.01); ratio 10/11 0,62—0.64 ($\overline{x}$ = 0.63 ± 0.01; V = 1.75). Gular plate light brown, wide, with the transversal arms irregularly rounded, encircling the lighter subtriangular sitophoral area. Postoccipital sutures very short, light brown. Temples not broad, bent backwards.

Thorax with the prothorax of the specimens from *P. plumata poliocephala* measuring 0.3—0.33 mm of breadth in the female (n = 3; $\overline{x}$ = 0.31 ± 0.01; V = 4.79), 0.29—0.33 mm in the male (n = 5; $\overline{x}$ = 0.3 ± 0.01; V = 5.59), with 3 anterolateral short and 3 + 3 posterior moderately long setae. Metanotum moderately developed, somewhat more in the female, which measured 0.48—0.5 mm of breadth (n = 3; $\overline{x}$ = 0.49 ± 0.01; V = 2.04), than in the male, with 0.4—0.45 mm (n = 5; $\overline{x}$ = 0.43 ± 0.01; V = 4.63); posterior margin sinuous in the female, bordered by 4 + 4 (5 + 5 in the male) moderately long and 1 short (very short in the male) posterior setae, and with 1 very long posterolateral seta in both sexes. Metasternal plate brown to dark brown, with 3 anterior and 2 (in ♀) or 1 (in ♂) moderately long posterolateral setae. Male from *P. plumata angolica*, 31 mm of breadth in prothorax and 0.43 mm in metathorax. So, the dimensions of the thorax (as well as the abdomen's) are within the range of those from *poliocephala*.

Abdomen oval, wide, in the female with 1.11—1.26 mm of length (n = 3; $\overline{x}$ = 1.17 ± 0.05; V = 6.75) by 0.67—0.76 mm of breadth ($\overline{x}$ = 0.72 ± 0.03; V = 6.5); males from *P. plumata poliocephala* with 0.88—0.95 mm of length (n = 5; $\overline{x}$ = 0.62 ± 0.01; V = 2.26), and 0.88 mm in that from *P. plumata angolica*. In the female, tergum I normal, not arched or prolonged backwards, with the posterior margin straight or slightly concave; terga II—IV a little narrower than II and III. Tergal marginal setae continuous, slightly interrupted medianly, in the female with 8—12 on tergum I (n = 4; $\overline{x}$ = 10.5 ± 0.87; V = 16.5), 10—15 on II ($\overline{x}$ = 12.25 ± 1.11; V = 17.71), 10—15 on III ($\overline{x}$ = 13.25 ± 1.11; V = 8.37), 13—18 on IV ($\overline{x}$ = 16.25 ± 1.11; V = 13.64), 16—19 on V ($\overline{x}$ = 17.75 ± 1.11; V = 7.09), 14—20 on VI ($\overline{x}$ = 15.5 ± 1.32; V = 15.12), 11—14 on VII ($\overline{x}$ = 12.5 ± 0.87; V = 13.86) and 2—5 on VIII ($\overline{x}$ = 3.5 ± 0.87; V = 49.49), total 86—111 ($\overline{x}$ = 98.61 ± 0.98; V = 1.76); and, in the male, 9—13 marginal setae on tergum I (n = 5; $\overline{x}$ = 11.4 ± 0.81; V = 15.94), 12—14 on II ($\overline{x}$ = 13.2 ± 0.37; V = 6.34), 13—18 on III ($\overline{x}$ = 15.8 ± 0.97; V = 13.72), 14—20 on IV ($\overline{x}$ = 17.2 ± 1.53; V = 19.89), 16—23 on V ($\overline{x}$ = 18.6 ± 1.21; V = 14.53), 16—22 on VI ($\overline{x}$ = 18.4 ± 1.03; V = 12.5), 10—15 on VII ($\overline{x}$ = 12.6 ± 1.03; V = 18.27) and 4—6 in VIII ($\overline{x}$ = 4.6 ± 0.4; V = 19.84), total 102—126 ($\overline{x}$ = 111.8 ± 4.35; V = 8.7), and, in the male from *angolica*, 12 tergal marginal setae on terga I and VII, 13 on II, 14 on III, 18 on IV—V, 19 on VI and 5 on VIII, total 111, within the same limits. Sternite II very enlarged in the female, with the posterolateral angles pedunculate in the female, not enlarged nor pedunculate in the male. Sternite II with 2 anterolateral short sternal setae, and, in the female, 9—12 scattered anterior setae (n = 2; $\overline{x}$ = 10.5 ± 2.12; V = 20.2) and 17 moderate marginal setae, and, in the male, 10—15 scattered setae (n = 6; $\overline{x}$ = 12.33 ± 1.75; V = 14.2) and 13—16 marginal setae ($\overline{x}$ = 15 ± 0.45; V = 7.3); aster with 5 + 5 stout spine-like setae, the 2 inner ones much longer (♀) or longer (♂) than the outer ones (in the male from *P. plumata angolica*, respectively 12 scattered anterior setae and 14 marginal



Figs. 5—6: *Myrsidea tchagrae* n. sp., thorax and abdomen of male (5) and female (6). Scale = 0.25 mm.

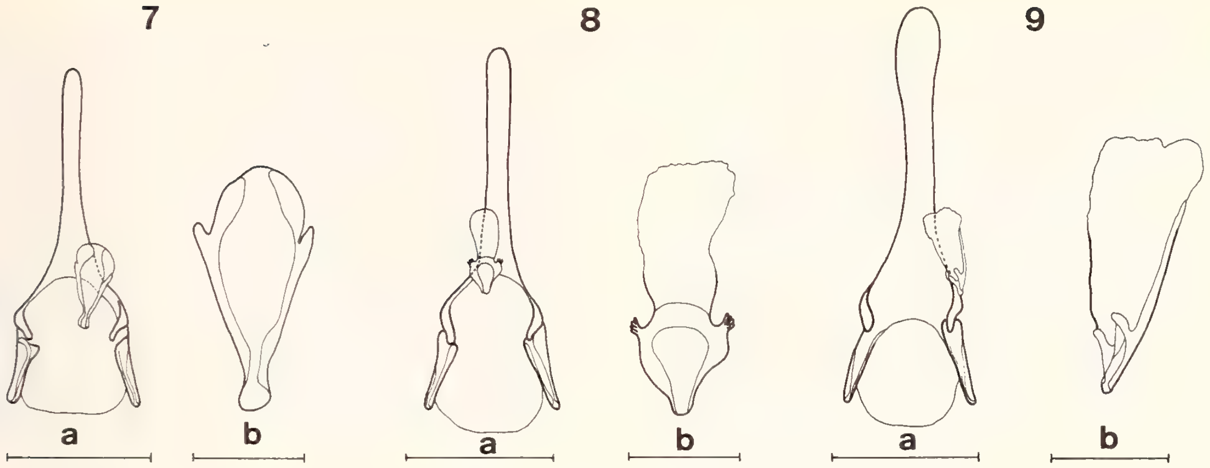
ones). Sternites III—VII without anterior setae, with a continuous row of moderate marginal setae, more numerous in the male, and with lateral bushes of small setae, incipient on segment III, numerous on segments IV—VI and scarce on segment VII. Pleurites narrow in segments I—III of the male, less in the female, and widening backwards in the following, without anterior setae; inner pleural seta VIII much longer (♂) or more or less longer (♀) than the outer. Male genitalia: inwardly directed terminal arm of the basal plate relatively short, robust, tapering posteriorly; parameres relatively feeble, somewhat divergent, tapering backwards; genital sclerite very distinctive, with a pedunculate little tuff on each side. Vulvar margin entirely serrated, moderately at the middle, feebly at the extremes. Anal fringe (♀) as in fig. 4.

Myrsidea tchagrae n. sp.

(Figs. 5, 6, 9, 14, 15, 18 and 22)

Material examined. SAIMR: 2 ♂, 3 ♀, from “Tchagra senegala” [= *T. senegala orientalis* (Cabanis)], respectively 1 ♂, 1 ♀, (Buzi, Port. East Africa = Mozambique, 14. 11. 1961) and 1 ♂, 2 ♀, (leg. R. P. Bovvett, Masandellas, Rhodesia = Zimbabwe, 19. 9. 1968).

Types: Holotype (♂, from Buzi) and paratypes (1 ♂, 3 ♀, in SAIMR).



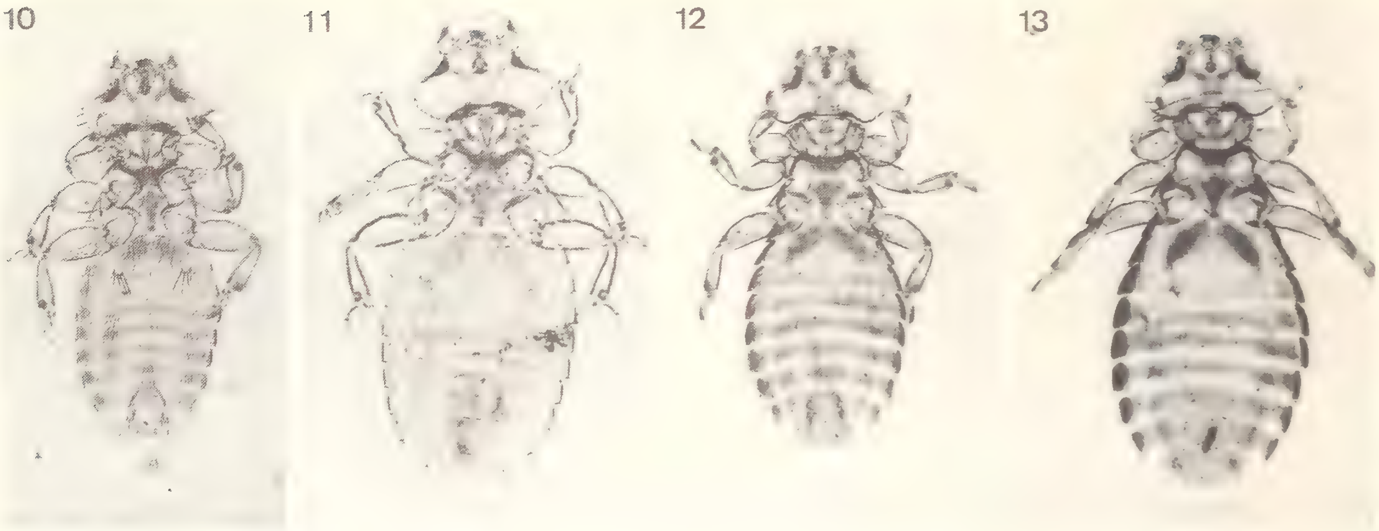
Figs. 7—9: Male genitalia (a) and detail of genital sclerite (b) of *Myrsidea eurocephali* n. sp. (7), *Myrsidea prionopsis* n. sp. (8), *Myrsidea tchagrae* n. sp. (9). Scales are 0.20 mm (a) and 0.05 mm (b).

Hypopharynx slightly reduced. Female longer than male, in the studied material respectively 1.8—2.1 mm ($n = 3$; $\bar{x} = 1.97 \pm 0.09$; $V = 7.78$) of total length in the female and 1.5—1.74 mm ($n = 2$; $\bar{x} = 1.62 \pm 0.12$; $V = 10.49$) in the male.

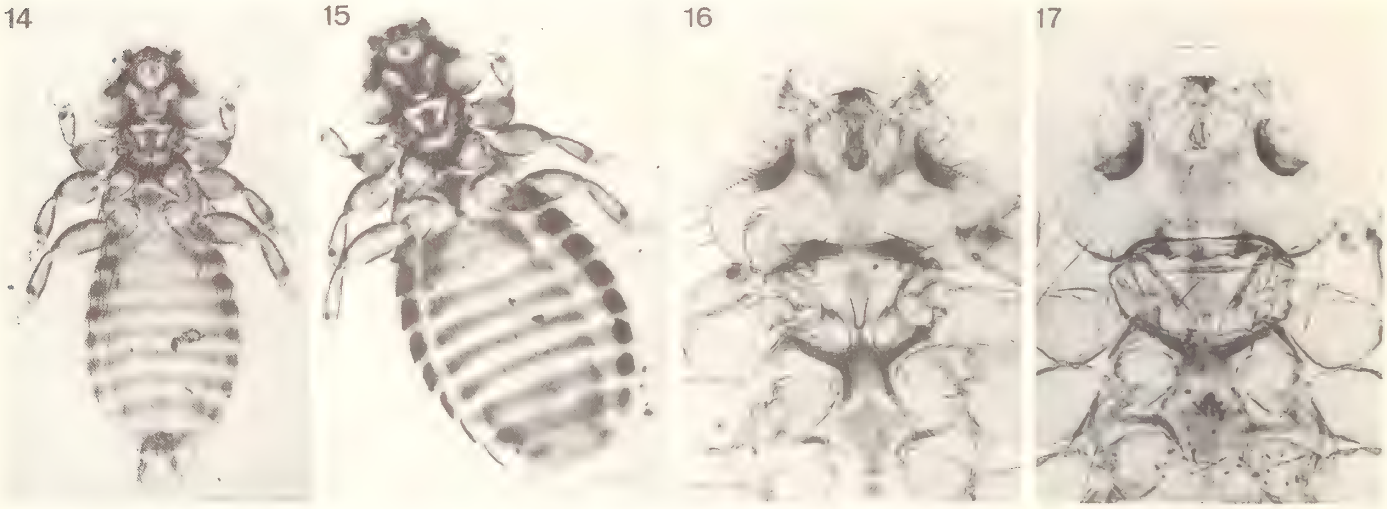
Head (Fig. 18) prominent at the temples, in the female with 0.33—0.39 mm of length ($n = 3$; $\bar{x} = 0.37 \pm 0.02$; $V = 8.72$) by 0.54—0.6 mm of breadth ($\bar{x} = 0.57 \pm 0.02$; $V = 5.41$), cephalic index 1.53—1.64 ($\bar{x} = 1.57 \pm 0.04$; $V = 3.89$); and, in the male, 0.31—0.36 mm ($n = 2$; $\bar{x} = 0.34 \pm 0.03$; $V = 10.45$) by 0.48—0.54 mm ($\bar{x} = 0.51 \pm 0.03$; $V = 8.24$), cephalic index 1.5—1.55 ($\bar{x} = 1.53 \pm 0.03$; $V = 2.3$). Clypeal margin smoothly roundish. Anterolateral margins moderately swollen. Hypopharynx slightly reduced. Preocular seta 10 with 77—80 μ of length in the female ($n = 4$; $\bar{x} = 77.75 \pm 0.75$; $V = 1.93$) and 69—84 μ in the male ($n = 3$; $\bar{x} = 77.67 \pm 4.48$; $V = 10$); seta 11 with 92—100 μ in the female ($\bar{x} = 95 \pm 1.19$; $V = 9.3$) and 96—100 μ in the male ($\bar{x} = 97.33 \pm 1.33$; $V = 2.37$); ratio 10/11 respectively 0.8—0.84 ($\bar{x} = 0.82 \pm 0.01$; $V = 2.56$) and 0.69—0.88 ($\bar{x} = 0.8 \pm 0.06$; $V = 12.14$). Gular plate brown to dark brown, with the median base wide, mostly forward, and the transversal arms converging to the tentorial and the subgenal sutures and surrounding the lighter sitophoral area, suboval elongate in the female and circular in the male. Postoccipital suture relatively extended and prominent on each side by darker triangular projections. Temples broad, rounded, not bent backwards.

Thorax: Prothorax with 0.33—0.36 mm of breadth in the female ($n = 3$; $\bar{x} = 0.35 \pm 0.02$; $V = 4.86$) and 0.31—0.32 mm in the male ($n = 2$; $\bar{x} = 0.32 \pm 0.01$; $V = 2.22$), with 1—3 anterolateral short setae and 3 + 3 posterior long setae. Metanotum moderately developed, measuring 0.52—0.59 mm of breadth in the female ($n = 3$; $\bar{x} = 0.56 \pm 0.04$, $V = 6.43$) and 0.4—0.45 mm in the male ($n = 2$; $\bar{x} = 0.43 \pm 0.03$; $V = 8.24$), with the anterior and lateral margins feebly concave and the posterior a little sinuous, with 2 + 2 posterior long setae and 1 very long posterolateral seta. Metasternal plate brown (♀, ♂) to very dark (♀), more or less lozange-shaped, enlarging backwards in the female, with 3 anterolateral setae.

Abdomen oval, enlarged in the female, with 1.02—1.26 mm of length ($n = 3$; $\bar{x} = 1.14 \pm 0.07$; $V = 14.82$) by 0.76—0.82 mm of breadth ($\bar{x} = 0.81 \pm 0.04$; $V =$

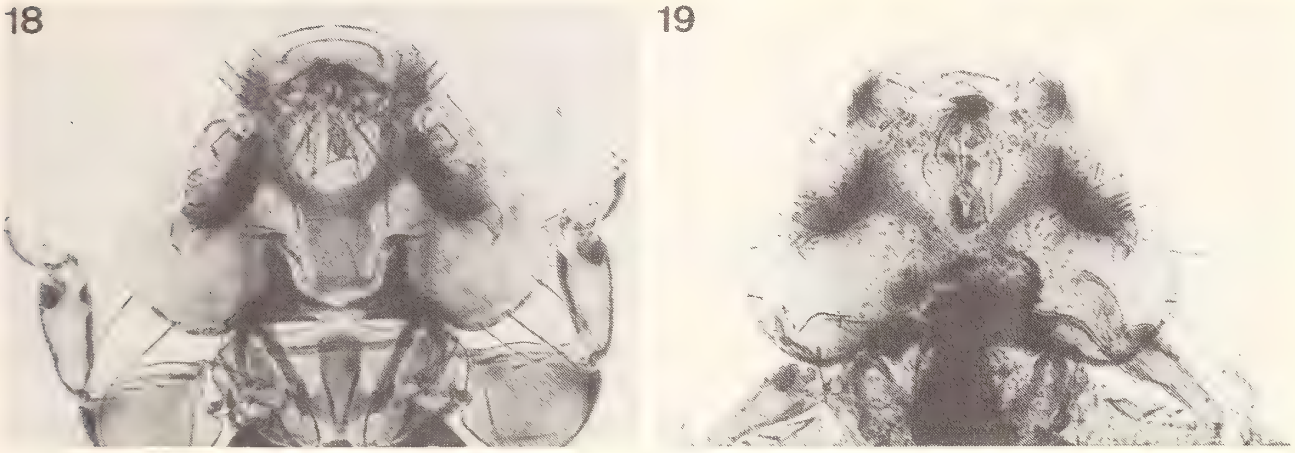


Figs. 10—13: *Myrsidea eurocephali* n. sp., male (10), female (11); *Myrsidea prionopsis* n. sp. from *Prionops plumata poliocephala*, male (12), female (13). All photographs by J. Tendeiro.

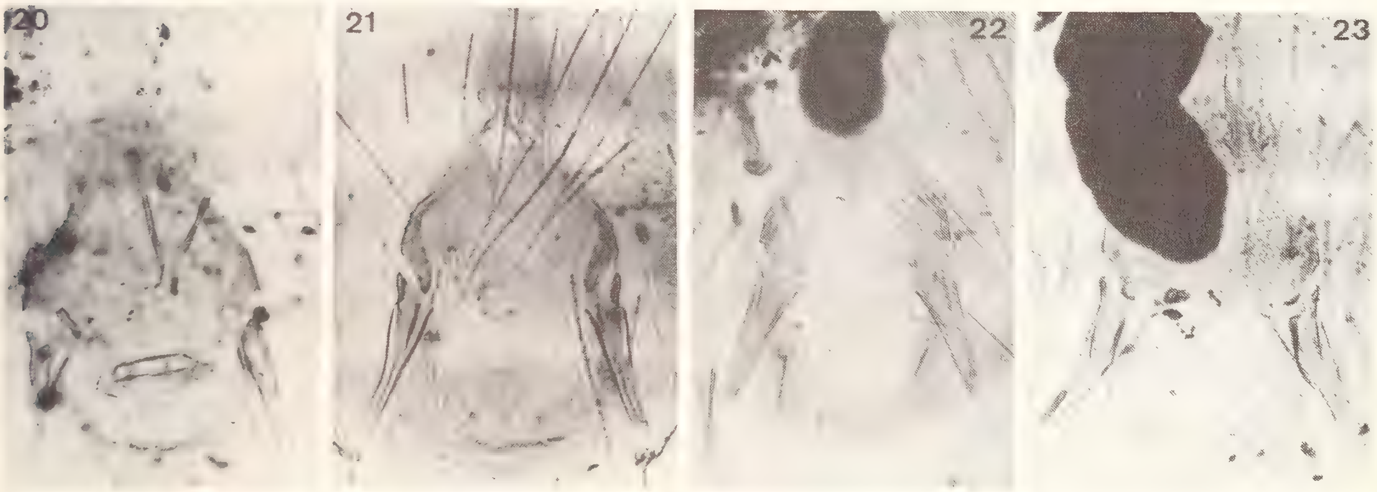


Figs. 14—17: *Myrsidea tchagrae* n. sp., male (14), female (15); Head and thorax of male *Myrsidea eurocephali* n. sp. (16) and *Myrsidea prionopsis* n. sp., holotype (17).

7.65); and, in the male, 0.8—0.95 mm (n = 2; x̄ = 0.88 ± 0.08; V = 12.11) by 0.6—0.64 mm (x̄ = 0.62 ± 0.02; V = 4.52). In the female, tergum I normal, with gently rounded posterior margin, broader than I—VII. Tergal setae interrupted medianly in the female, with 8—11 on tergum I (n = 3; x̄ = 9.33 ± 10.88; V = 16.37), 8—10 on II (x̄ = 9 ± 0.58; V = 11.11), 10—14 on III (x̄ = 12.33; V = 1.2), 8—13 on IV (x̄ = 11.33 ± 1.67; V = 25.47); 8—14 on V (x̄ = 11.33 ± 1.76; V = 26.96), 9—12 on VI (x̄ = 10.33 ± 0.88; V = 14.79), 5—9 on VII (x̄ = 7.67 ± 1.73; V = 30.12) and 4 on VIII (n = 3), total, 70—85 (x̄ = 75.33 ± 2.97+ V = 11.13); and, in the male, 8 on the terga I and VI (n = 1, indiscernible in the other male), 13 on II (n = 1); 14 on III (n = 1), 9 on IV and V (n = 1), 9—10 in VII (n = 2; x̄ = 9.5 ± 0.4; V = 7.44) and 2—5 on VIII (n = 2; x̄ = 4 ± 2; V = 7.44), total, 73 (n = 1). Sternite II very enlarged in the female, with the posterolateral angles slightly pedunculate and with 2 + 2 moderately long paramedian setae, 2 anterolateral very short setae and 14 moderately long marginal setae, aster with 3—4 relatively short stout spine-like setae (n = 3 x 2; x̄ = 3.17 ± 0.16; V = 12.69) +



Figs. 18—19: Head of male *Myrsidea tchagrae* n. sp. (18) and *Myrsidea seguyi* Tendeiro, 1958, holotype (19).



Figs. 20—23: Male genitalia of *Myrsidea eurocephali* n. sp. (20), *Myrsidea prionopsis* n. sp. (21), *Myrsidea tchagrae* n. sp. (22) and *Myrsidea seguyi* Tendeiro, 1958 (23).

1 outer short seta; and, in the male, normal, not enlarged, with 4 + 4 paramedian setae, 2 anterolateral very short setae, and aster with 2—3 relatively short stout setae ($n = 2 \times 2$; $\bar{x} = 2.25 \pm 0.25$; $V = 22.22$) + 1 outer seta with half the length of the inner ones. Sternites II—VII without anterior setae and with a continuous row of moderate marginal setae and (♀, ♂) lateral brushes of small setae, numerous in segments IV—VI, scarcer in III and VII. Pleurites I—IV very wide in the female and wide in the male, narrowing to the V—VIII segments, without anterior setae; inner pleural seta VIII (♀, ♂) much longer than the outer. Male genitalia: inwardly terminal arm of the basal plate moderately thick and relatively short; parameres robust, straight, regularly narrowing backwards; genital sclerite with a large subtriangular vertical plate and a pair of divergent aliform projections (finger-like and a little distorted in fig. 9b, reproduced from an example from "Tchagra senegala" [= *T. senegala rufofusca* (Neumann) (?)], Dundo, Angola, 16. 4. 1963, not seen by Tendeiro. Vulvar margin strongly serrated along the greater part of its extension; anal fringe (♀) as in fig. 6.

Discussion

The three species of *Myrsidea* here studied were taken, following the systematic classification of the Laniidae by Rand (1960), from shrikes of two subfamilies, Prionopinae and Malaconotinae: in the Prionopinae, of the genera *Eurocephalum* Smith and *Prionops* Vieillot, respectively *Myrsidea eurocephali* n. sp., parasitic on *Eurocephalum anguitimens* Smith and *E. rueppelli* Bonaparte, and *M. prionopsis* n. sp., on *Prionops plumata angolica* Grote and *P. plumata poliocephala* (Stanley); and in the Malaconotinae, of the genus *Tchagra* Lesson, *Myrsidea tchagrae* n. sp., on *T. senegala orientalis* (Cabanis) and *T. senegala rufofusca* (Neumann) (?).

Two species of *Myrsidea* had been described till now from hosts of the subfamily Laniinae, genera *Corvinella* Lesson and *Lanius* Linnaeus, respectively *M. seguyi* Tendeiro, 1958, from *Corvinella m. melanoleuca* (Jardine), and *M. abhorrens* Zlotorzycka), from *Lanius collurio* Linnaeus.

Séguy (1914) erroneously included in the genus *Myrsidea* the species "*Menopon inaequale* Piaget, 1880", from *Lanius collurio* Linnaeus, actually of the genus *Menacanthus* Neumann, 1912 (see Hopkins & Clay, 1952: 211 and 219). So, the first *Myrsidea* to be described from a Laniidae was *M. seguyi* Tendeiro, based on the examination of 1 ♂ (holotype) and 1 ♀ (allotype) taken from "Urolestes m. melanoleucus" [= *Corvinella m. melanoleuca* Jardine)], from Mozambique. Ledger (1980: 64) stated that "no comparative details are provided in the description" of 1958. Later, with Clay's (1966: 370) inclusion of "*Lanimenopon* Zlotorzycka, 1964" in the synonymy of *Myrsidea*, its type-species, "*Lanimenopon abhorrens*", from *Lanius excubitor* Linnaeus, of Poland, became the second species of the genus known from shrikes.

Myrsidea seguyi is readily separable by: 1. The form and structure of the head (Fig. 19), with the anterior transversal arms of the gular plate strongly divergent; 2. the sternite II, the aster with three strong spine-like setae, the two inner ones much longer and more robust than the outer; 3. the spine-like and relatively robust setae of sternal brushes IV—VI; and 4. the male genitalia, the genital sclerite (Fig. 23) of the same type as that of *Myrsidea picae* (Linnaeus, 1758), after Clay & Hopkins (1950) parasitic on *Pica p. pica* (Linnaeus), and, after Tendeiro (1955), on *P. pica melanotos* Brehm (Corvidae). Clay (1966: Plate 1, fig. 3) already indicated that *Myrsidea* from Laniidae have the same type of genital sclerite as some from Corvidae and exemplified this assertion with a photo of *M. picae.*

As defined in the original description, *Myrsidea abhorrens* has the aster of sternite II pedunculate and with three spine-like setae of inequal size; it is absent in the female.

Acknowledgements

The interest and sympathy of Dr. Franz Krapp made the preparation and publication of this and other papers possible, as well as the loan of material by Dr. Christopher H. C. Lyal and Miss Jenny Palmer, of the British Museum (Natural History), London, and by Dr. John A. Ledger and Mrs. Joyce Segerman, of the South African Institute of Medical Research, Johannesburg. The drawings were made by Miss Stephanie Lankhorst of the Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig, Bonn, under the guidance of the late Heinrich F. Klockenhoff.

Zusammenfassung

Drei neue, auf afrikanischen Würgern parasitierende Federlingarten der Gattung *Myrsidea* werden benannt und beschrieben: *Myrsidea eurocephali* (Wirt: *Eurocephalus anguitimens*), *M. prionopsis* (Wirt: *Prionops plumata*) and *M. tchagrae* (Wirt: *Tchagra senegala*).

References

Clay, Th. (1966): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston. I. (Menoponidae: Mallophaga). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 17 (8): 327—395.

— (1969): A key to the genera of the Menoponidae (Amblycera: Mallophaga: Insecta). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 24 (1): 1—26).

— (1970): The Amblycera (Phthiraptera: Insecta). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 25 (3): 73—98.

— & G. H. E. Hopkins (1950): The early literature on Mallophaga. Part. I. 1758—62. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 1 (3): 221—272.

Hopkins, G. H. E. & Th. Clay (1952): A check list of the genera & species of Mallophaga. — Brit. Mus. (Nat. Hist.) London.

Klockenhoff, H. (1975): Mallophaga der Gattung *Myrsidea* von afrikanischen Rabenvögeln — I. — Bonn. zool. Beitr. 26: 217—238.

— (1981): Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterson, 1915 von afrikanischen Rabenvögeln (Corvidae) — Bonn. zool. Beitr. 32: 195—219.

Krapp, F. (1984): Verzeichnis der wissenschaftlichen Veröffentlichungen von Heinrich Klockenhoff. — Bonn. zool. Beitr. 35: 3—4.

Ledger, J. A. (1980): The arthopod parasites of vertebrates in Africa South of the Sahara. — Johannesburg, pp. 1—327.

Rand, A. L. (1960): Family Laniidae. In Mayr, E. & J. C. Greenway, Jr. (Ed.): Peters' check-list of birds of the world. — London, pp. 309—365.

Rheinwald, G. (1984): Dr. Heinrich Klockenhoff, 17. 9. 1937—20. 2. 1984. — Bonn. zool. Beitr. 35: 1—3.

Séguy, E. (1944): Faune de France. 43. Insectes ectoparasites (Mallophages, Anoploures, Siphonaptères). — Paris.

Tandan, B. K. (1972): Contributions towards a revision of *Myrsidea*. VII. (Phthiraptera: Amblycera: Menoponidae). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 27 (7): 369—410.

— & Th. Clay (1971): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston. — VI. (Phthiraptera, Amblycera: Menoponidae). — Trans. R. ent. Soc. Lond. 123 (2): 209—246.

Tendeiro, J. (1955): Anotações parasitológicas. V. Nótula sobre a *Myrsidea picae* (L. 1758) (ordem Mallophaga Nitzsch 1818, família Menoponidae Mjöberg 1910), parasita da pega, *Pica pica melanotos* Brehm. — Bol. Cult. Guiné Port. 9 (36): 845—848.

— (1958): Études sur les mallophages. Sur une petite collection de malophages prélevée au Mozambique. — García de Orta (Lisboa) 6 (2): 223—240.

Zlotorzycka, J. (1964): Mallophaga parasitizing Passeriformes and Pici. I. Subfamilies Dennyinae, Machaerilaeminae, Colpocephalinae. — Acta Parasit. Pol. 12 (17): 165—192.

Prof. Dr. João Tendeiro, c/Centro de Zoologia, Rua da Junqueira 14, 1300 Lisboa, Portugal.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 285—295	Bonn, Dezember 1989

Die Pantopodenfauna von Rovinj (Nördliche Adria) und der Jahreszyklus einiger Arten

Sistiana Schüller

Abstract. This study is a survey of the fauna of pantopodes of the Adria in the region of Rovinj in the year 1984. 778 organisms from 7 habitats were determined and classified according to stage of development and sex. The determination of the 14 different genera was done according to Stock (1952, 1968) and Krapp (1973, 1975, 1983). *Ammothella biunguiculata* and *Ammothella longioculata* are reported in the region of Rovinj for the first time. Based on the data from the collected material there are statements about the phaenology of three pantopode species (*Achelia echinata, Callipallene phantoma phantoma, Callipallene emaciata spectrum*).

Key words. Pantopoda, Adriatic Sea, phaenology.

Einleitung

Im Laufe des Jahres 1984 wurden in der Umgebung von Rovinj (Westküste der Halbinsel Istrien) an der nördlichen jugoslawischen Adriaküste in den verschiedenen Jahreszeiten Proben verschiedener Substrate geschnorchelt oder gedredgt und auf Pantopoden hin untersucht und bearbeitet. Die verschiedenen Sammelzeiträume lagen im April (13. 4.—1. 5.), Juni (9. 6.—16. 6.), September (10. 9.—20. 9.) und Dezember (4. 12.—12. 12.). Die Temperatur der oberflächennahen Wasserschichten an der Küste ist durch die sich ändernden Wetterlagen einigen Schwankungen ausgesetzt. Zur Zeit der Sammelaufenthalte im Jahre 1984 lagen die Wassertemperaturen im Frühjahr (April) bei 16°—17°C, im Sommer (Juni) bei 20°—21°C, im Herbst (September) um 22°C und im Winter (Dezember) bei 14°—15°C. Die Gezeitenwirkung ist schwach. Während der Untersuchungszeiträume betrug der größte Tidenhub nach eigenen Messungen 90 cm. Die Küste um Rovinj ist fast ausschließlich felsig bis steinig und stark zerklüftet. Der Algenbestand ist in den zahlreichen Aushöhlungen und Felsspalten besonders reich. Manche Buchten sind durch westwärts vorgelagerte Inseln relativ geschützt (z. B. Volkspark). Auf den Inseln ist die Südostseite den Winden am wenigsten ausgesetzt. Die Proben wurden im Sublitoral des Festlands und der Inseln entnommen. Aus größeren Tiefen wurden die Proben gedredgt. Die folgende Karte (Abb. 1) gibt einen Überblick über die Lage der Sammelstellen um Rovinj am Festland, auf verschiedenen Inseln und auf offener See. Die ergiebigen Fundorte sind mit „x" eingetragen; erfolglose Probenentnahmen sind mit „o" gekennzeichnet. Die Dredgeorte sind zusätzlich mit Zahlen nach ihrer Lage numeriert.

An folgenden Sammelorten wurden Pantopoden im Sublitoral gefunden:
- Volkspark bis etwa Punta corrente
- Insel Sv. Katarina: Westseite
- Insel Banjole (besonders an der Südostseite)
- Insel Sv. Ivan na Pućini.: Südseite.

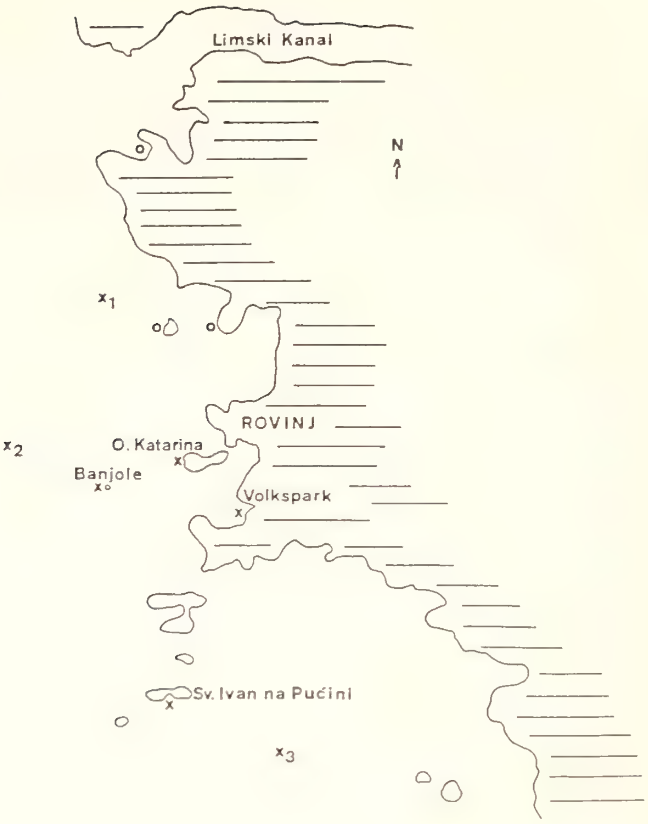


Abb. 1: Untersuchungsgebiet und Stationen.

Die Probenentnahmen mittels der Dredge fanden an drei verschiedenen Standorten statt: Der auf der Karte (Abb. 1) mit x_1 verzeichnete Dredgegrund liegt nordwestlich der Insel Figarola; der Fundort x_2 liegt nordwestlich der Insel Banjole und x_3 südöstlich der Insel Sv. Ivan na Pućini.

Material und Methoden

Die küstennahen Formen wurden im Sublitoral meist mittels Schnorcheltauchen gesammelt. Erfolgversprechend war vor allem das Durchsuchen von Algenbeständen; das Auswaschen von Kies, Sand und abgemeißeltem Gestein blieb erfolglos. Die Algenbüschel wurden nach Entnahme der Probe ausgewaschen und die ausgespülten Pantopoden in Alkohol konserviert. Die gedredgten Proben stammen aus ungefähr 30 m Tiefe. Bei der Durchmusterung des Dredgeinhalts fand man Pantopoden auf Hydrozoen-Stöckchen und in Algen der Gattung *Callithamnion*, *Antithamnion* und *Polysiphonia*. Die ausgelesenen Tiere wurden sofort in Thermosgefäße gegeben und in diesen nach Bonn transportiert. Die mit *Tubularia mesembryanthemum* (Hydrozoa) gefütterten *Endeis spinosa* konnten 11 Monate im Aquarium gehalten werden.

Ergebnisse

Taxonomie

Tabelle 1: Artenliste. n = Gesamtsumme aller Pantopoden-Individuen.

Arten	n
Ammotheidae	
Achelia echinata	76
Ammothella appendiculata	5
Ammothella biunguiculata	1
Ammothella longioculata	7
Ammothella spec.	7
Trygaeus communis	1
Tanystulum spec.	1
Callipallenidae	
Callipallene phantoma phantoma	176
Callipallene emaciata spectrum	387
Callipallene emaciata tiberi	30
Phoxichilidiidae	
Anoplodactylus pygmaeus	34
Anoplodactylus petiolatus	6
Anoplodactylus angulatus	11
Endeis spinosa	15
Insgesamt	778

Verteilung der Arten nach Individuenzahlen und Geschlechtern in den verschiedenen Sammelmonaten (Die in Klammern gesetzte Zahl hinter der Anzahl der männlichen Tiere gibt den Anteil der eiertragenden Männchen an.)
Ammotheidae (Dohrn, 1881):
Von der Gattung *Ammothella* wurden im September mehrere juvenile, chelate Stadien gefunden, die aufgrund der noch fehlenden artspezifischen Merkmale nicht näher bestimmt werden konnten.

Tabelle 2: Fangzahlen von *Achelia echinata* (Hodge, 1864).

	April	Juni	September	Dezember
männlich	1	6	8 (5)	—
weiblich	2	12	14	—
chel. juv.	12	15	4	2
Σ	15	33	26	2

Fundorte: Volkspark, Banjole, O. Katarina, Sv. Ivan na Pućini. Substrat: *Halopteris scoparia*, *Cystoseira* spec., *Ectocarpus* spec., Hydrozoen.

Ammothella appendiculata (Dohrn, 1881)
Es wurden nur chelate Jungtiere im September (2 Individuen) und im Dezember (3 Individuen) gefunden. Fundort: Volkspark. Substrat: *Halopteris scoparia*. Art-

typisch sind die Länge der Nebenkrallen und die dorsalen Körperanhänge, die eine Fehlbestimmung ausschließen. Nach Krapp & Krapp-Schickel (1975) zählt diese Art zu den Schlammwasserformen, die detritusreiches Wasser bevorzugt.

Ammothella biunguiculata (Dohrn, 1881)
Im Litoral des Volksparks (in ca. 40 cm Tiefe) wurde in einer Probe im April 1984 ein einzelnes juveniles, chelates Exemplar von *Ammothella biunguiculata* gefunden. *Ammothella biunguiculata* ist ein Neunachweis für die Region der nördlichen Adria. Als artspezifisches Merkmal dient die Hauptkralle: Sie ist in den juvenilen und adulten Stadien rudimentär. Die Nebenkrallen sind groß und stark gekrümmt.

Ammothella longioculata (Faraggiana, 1940)
Diese Art trat nur in Proben, die im Juni gesammelt wurden, auf: 2 männliche und 5 weibliche Tiere. *Ammothella longioculata* ist bisher nur an wenigen Orten in geringer Individuenzahl gefunden worden. Nachgewiesen ist diese Art bisher für das Ligurische Meer (Faraggiana 1940), für das Mittelmeer der israelischen Küste (Stock 1958) und für das Mittelmeer bei Pantelleria und Catania, (Krapp 1973).

Trygaeus communis (Dohrn, 1881)
An der Ostseite von Banjole wurde aus einer Probe von *Halopteris scoparia* und *Aglaophenia* (Hydrozoa) ein einzelnes weibliches Tier von *Trygaeus communis* ausgelesen. Die Stillwasserform *Trygaeus communis* ist die einzige Art der Gattung *Tragaeus* (Stock 1968). Sie verträgt eine beträchtliche Wasserverschmutzung durch organischen Detritus und kommt häufig in den flachen Zonen der Hafengewässer vor (Krapp 1975).

Tanystylum (Miers, 1879)
Tanystylum spec. ist ein Einzelfang von Banjole (Südseite) aus *Rhodymenia corallicula* (Rhodophyceae). Bei dem vorliegenden Exemplar handelt es sich noch um ein juveniles Tier, so daß eine Artbestimmung aufgrund der fehlenden artspezifischen Merkmale nicht ausreichend abgesichert war und nur die Zugehörigkeit zur Gattung *Tanystylum* festgestellt werden konnte. Für das Mittelmeer werden zwei Arten unterschieden: Stock (1968) beschreibt *Tanystylum orbiculare* als einzige mediterrane Art. Krapp (1973) weist aus Proben von Pantelleria und Catania (Sizilien) neben *Tanystylum orbiculare* auch *Tanystylum conirostre* nach. *Tanystylum* bevorzugt sauberes Wasser mit einiger Wasserbewegung und besiedelt neben Algen der Gattung *Cystoseira* und *Sargassum* auch die Kalkalgen der Rhodophyceae (Krapp 1975).

Callipallenidae (Flynn, 1929):
Die europäischen Vertreter der Gattung *Callipallene* sind in ihren Arten und Unterarten schwer zu bestimmen; juvenile Stadien sind oft unbestimmbar. Stock (1968) unterscheidet für das Mittelmeer vier Arten. Krapp (1973) beschreibt für diese Region eine fünfte Art. In den hier untersuchten Proben konnten drei Arten festgestellt werden:

Tabelle 3: Fangzahlen von *Callipallene phantoma phantoma* (Dohrn, 1881).

	April	Juni	September	Dezember
männlich	9 (4)	25 (19)	22 (14)	25 (7)
weiblich	3	10	19	10
juv.	1	14	15	30
immat.	2	—	1	11
Σ	15	49	57	76

Fundorte: Volkspark, Banjole. Substrat: *Halopteris scoparia*, *Cystoseira*, Hydrozoen.

Tabelle 4: Fangzahlen von *Callipallene emaciata spectrum* (Dohrn, 1881).

	April	Juni	September	Dezember
männlich	24 (16)	13 (5)	35 (19)	29 (6)
weiblich	22	13	30	35
juv.	2	16	38	69
immat.	16	—	9	36
Σ	64	42	112	169

Fundorte: Volkspark, Banjole, O. Katarina, Sv. Ivan na Pućini. Substrat: *Halopteris scoparia*, *Cystoseira*, Hydrozoen.

Tabelle 5: Fangzahlen von *Callipallene emaciata tiberi* (Dohrn, 1881).

	April	Juni	September	Dezember
männlich	4 (2)	5 (2)	—	—
weiblich	4	1	—	—
juv.	2	10	—	—
immat.	3	1	—	—
Σ	13	17	—	—

Fundorte: Volkspark, Banjole. Substrat: *Halopteris scoparia*, *Cystoseira*, Hydrozoen.

Phoxichilidiidae (Sars, 1891):
Stock (1968) beschreibt für das Mittelmeer die Gattungen *Anoplodactylus* und *Endeis*. Aus diesen Gattungen wurden von mir vier Arten in Rovinj nachgewiesen.

Tabelle 6: Fangzahlen von *Anoplodactylus pygmaeus* (Hodge, 1864).

	April	Juni	September	Dezember
männlich	2	5 (1)	1 (1)	5 (1)
weiblich	4	5	—	5
juv.	—	—	—	4
immat.	2	—	—	1
Σ	8	10	1	15

Fundorte: Volkspark, Banjole, O. Katarina. Substrat: *Halopteris scoparia*, *Cystoseira*, Hydrozoen. Nach Krapp (1973) ist diese Art im Seichtwasser verbreitet. Dohrn (1881) vermutet eine Vergesellschaftung mit *Podocoryne*-Kolonien.

Anoplodactylus petiolatus (Krøyer, 1844)

Von dieser Art wurden nur 2 männliche, 2 weibliche und 2 juvenile Individuen im September gefunden. Der Fundort war der Volkspark; das Substrat war *Halopteris scoparia*. *Anoplodactylus petiolatus* ist nach Krapp (1973) eine Form des tieferen Sublitorals; aus Georgia (USA) wurden Individuen aus 13 bis 61 m Tiefe nachgewiesen (Krapp 1976).

Tabelle 7: Fangzahlen von *Anoplodactylus angulatus* (Dohrn, 1881).

	April	Juni	September	Dezember
männlich	1	—	3	1
weiblich	1	—	2	—
juv.	—	—	1	2
immat.	—	—	—	—
Σ	2	—	6	3

Fundort: Volkspark. Substrat: *Halopteris scoparia*.

Tabelle 8: Fangzahlen von *Endeis spinosa* (Montagu, 1808).

	April	Juni	September
männlich	3	1	4
weiblich	2	2	3
juv.	—	—	—
Σ	5	3	7

Im Dezember wurde nicht gedredgt. *Endeis spinosa* ist eine weit verbreitete Art des Sublitorals bis zu einer Tiefe von 35 m. In tieferen Zonen ist *Endeis charybdaea* vorherrschend (Krapp 1975).

Phänologie

Von einigen Pantopodenarten konnten aufgrund der jahreszeitlichen Untersuchungen Aussagen zur Phänologie gemacht werden. Voraussetzungen sind ein kontinuierliches Auftreten der betreffenden Arten in allen vier Jahreszeiten, sowie möglichst hohe Individuenzahlen. Diese Anforderungen erfüllten nur drei Arten.

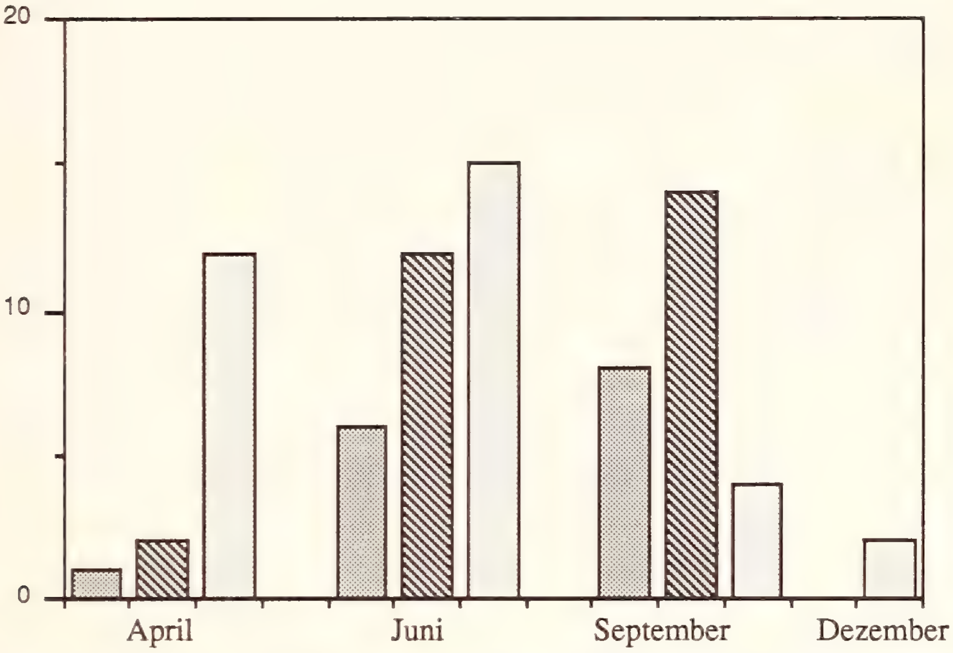


Abb. 2: Jahresgang von *Achelia echinata*: 1. Säule: männliche Tiere, 2. Säule: weibliche Tiere, 3. Säule: juvenile (chelate) Tiere.

Jahresgang von *Achelia echinata* (Hodge, 1864)

Die höchste Anzahl adulter Tiere trat im September auf. Ihre Zahl nahm von April ab kontinuierlich zu. Männliche ovifere Tiere wurden nur im September gefunden. Im Dezember konnten keine adulten Tiere mehr gesammelt werden. Die Anzahl der weiblichen Tiere war zu jedem Zeitpunkt höher als die der männlichen Tiere. Die Zahl der juvenilen Tiere erreichte im Juni ein Maximum; das Minimum lag im Dezember.

Achelia echinata bildet eine Generation pro Jahr aus. Die Fortpflanzungsphase liegt im Spätsommer (August, September). Im Herbst und Winter sterben die adulten Tiere ab. Im Frühjahr treten wieder juvenile Formen auf, um im Sommer geschlechtsreif zu werden und im Spätsommer in die Fortpflanzungsphase einzutreten.

Jahresgang von *Callipallene emaciata spectrum* (Dohrn, 1881)

Die größte Zahl adulter männlicher Tiere trat im September auf. Adulte, geschlechtsreife Weibchen waren am häufigsten im Dezember zu verzeichnen. Ovifere Männchen wurden in jedem Sammelmonat gefunden; im April und September waren sie besonders zahlreich. Die Zahl der juvenilen Stadien erreichte im Dezember ein Maximum; das Minimum lag im April. Immature Tiere traten vor allem im Dezember auf; das Minimum lag im Juni.

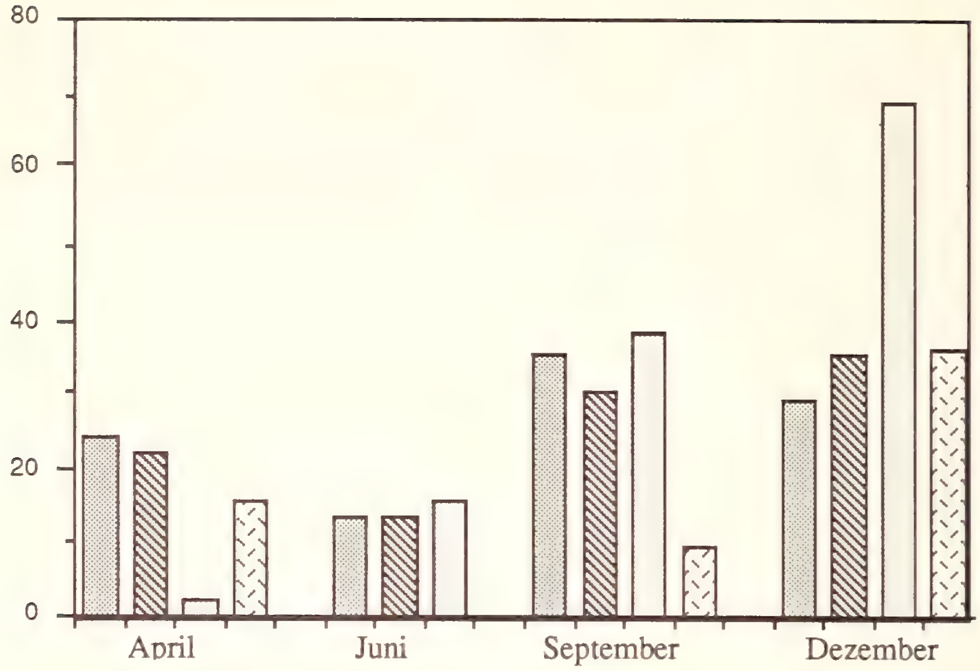


Abb. 3: Jahresgang von *Callipallene emaciata spectrum*: 1. Säule: männliche Tiere, 2. Säule: weibliche Tiere, 3. Säule: juvenile Tiere, 4. Säule: immature Tiere.

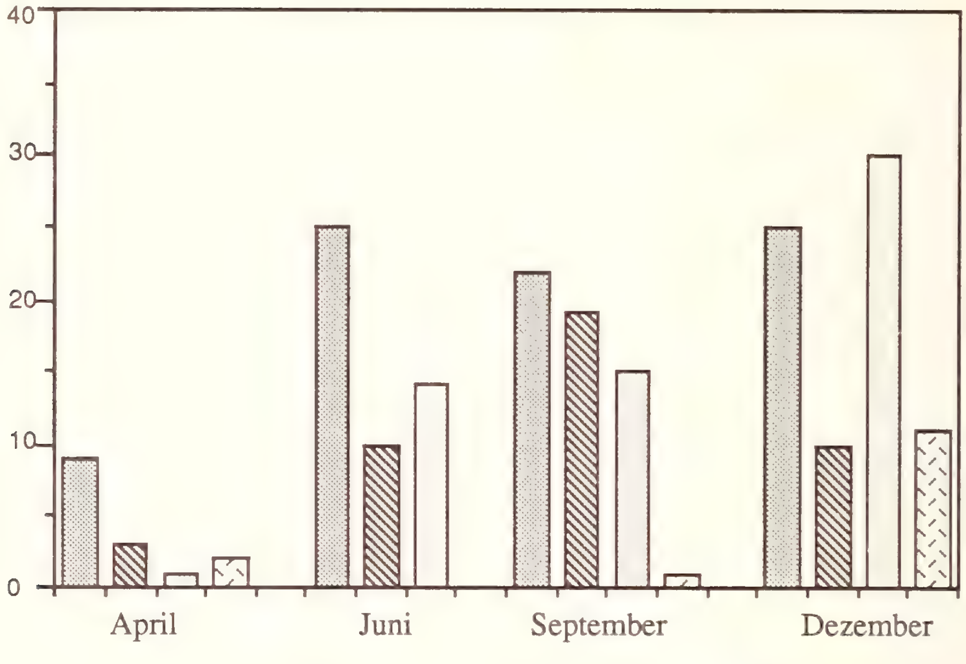


Abb. 4: Jahresgang von *Callipallene phantoma phantoma*: 1. Säule: männliche Tiere, 2. Säule: weibliche Tiere, 3. Säule: juvenile Tiere, 4. Säule: immature Tiere.

Eine eindeutige Fortpflanzungsperiode konnte nicht mit Sicherheit bestimmt werden, da ovifere Männchen in fast gleicher Zahl im April und September vorkamen. Es ist wahrscheinlich, daß sich *Callipallene emaciata spectrum* in zwei Fortpflanzungsphasen (Frühjahr und Spätsommer) vermehrt und zwei Generationen pro Jahr ausbildet. Gemessen an der Zahl der juvenilen Tiere müßte die Hauptfortpflanzungsperiode im Spätsommer liegen. Durch die Ausbildung von zwei Generationen pro Jahr wird auch die hohe Gesamtindividuenzahl verständlich.

Jahresgang von *Callipallene phantoma phantoma* (Dohrn, 1881)

Adulte männliche Tiere kamen am häufigsten im Juni und Dezember vor. Geschlechtsreife Weibchen wurden vor allem im September gefunden. Die Zahl der oviferen Männchen nahm von Juni bis Dezember kontinuierlich ab. Die Anzahl der juvenilen Stadien und der immaturen Tiere erreichte im Dezember ein Maximum; das Minimum lag im April.

Callipallene phantoma phantoma bildet eine Generation im Jahr aus. Da die Fortpflanzungsphase (Sommer bis Herbst) schon im Juni beginnt, treten die ersten juvenilen Stadien im Hochsommer auf; die Zahl der adulten Tiere steigt daher bis zum Dezember an.

Diskussion

Die erste Studie zur Pantopodenfauna von Rovinj erarbeitete Zavodnik (1968). Nach seinen Angaben zeigten die Proben verschiedener Algen des felsigen Litorals positive Ergebnisse, während die Bearbeitung der zahlreichen Proben des unbewachsenen Meeresbodens meist negative Resultate ergab. In dem gesammelten Material wurden sieben Arten aus vier Familien festgestellt. Vier von diesen stimmen mit den Angaben von Riedl (1963) überein. Zavodnik (1968) sammelte auf *Cystoseira barbata* die meisten Tiere. Die größte Valenz zeigte nach seinen Untersuchungen eine *Callipallene*-Art, die in den verschiedensten Algenansiedlungen, sowie auch in Gebieten mit unterschiedlicher Wasserbewegung und Reinheitsgrad gefunden wurde. Auf Sedimentböden fand er *Endeis spinosa*, *Achelia echinata* und eine *Pycnogonum*-Art.

Eine weitere Studie zur Pantopodenfauna der Adria um Rovinj stammt von Krapp & Krapp-Schickel (1975). Sie sammelten in den Algenzonen des Litorals der Insel Banjole und konnten 14 Arten unterscheiden. Vier von diesen entsprechen den Ergebnissen von Zavodnik (1968). Neun Arten, die in den Proben von Krapp (in Krapp & Krapp-Schickel 1975) vorkamen, konnte ich auch in meinen Proben nachweisen. Allerdings sind die Individuenzahlen der einzelnen Arten sehr unterschiedlich. Während bei Krapp (in Krapp & Krapp-Schickel 1975) die am häufigsten auftretende Art *Tanystylum conirostre* war, kam in meinen Proben nur ein Vertreter dieser Gattung vor. *Callipallene emaciata spectrum*, die fast die Hälfte aller Individuen meiner Funde ausmacht, ist bei ihm nicht besonders zahlreich vertreten. Eine weitere häufig auftretende Art war bei Krapp (in Krapp & Krapp-Schickel 1975) *Achelia simplex*, die in meiner Sammlung überhaupt nicht vorkam. In meinen Proben sind zwei Arten der Gattung *Ammothella* hinzugekommen (*Ammothella longioculata* und *Ammothella biunguiculata*), die Neunachweise für die Region sind. Von der Gattung *Anoplodactylus* sind ebenfalls zwei weitere Arten zusätzlich aufgetreten: *A. angulatus* und *A. petiolatus*. Es fehlen neben *Achelia simplex* auch eine *Callipallene*-Art (*Callipallene emaciata emaciata*), *Endeis charybdea* und *Anoplodactylus robustus*.

In quantitativer Hinsicht sind Pantopoden im Phytal von Rovinj und Umgebung relativ selten. In positiven Proben sind die verschiedenen Arten gewöhnlich nur durch einzelne Exemplare vertreten, ausgenommen *Callipallene emaciata spectrum*. Bevorzugtes Substrat war *Halopteris scoparia* (Phaeophyceae), während die Proben von *Cystoseira*-Arten entgegen Zavodniks Ergebnissen (1968) fast sämtlich negativ waren. Beim Vergleich der Pantopodenfauna verschiedener Algenansiedlungen des Phytals konnte ich feststellen, daß die einzelnen Arten keine artspezifische Affinität für bestimmte Algen aufweisen, auch wenn die Tiere auf einigen Algen häufiger vorkommen. Eine Ausnahme stellt wahrscheinlich das juvenile Exemplar der Gattung *Tanystylum* dar; Krapp (in Krapp & Krapp-Schickel 1975) weist auf die Besiedlung der roten Kalkalgen durch diese Gattung hin. Auf Algen von Sedimentböden größerer Tiefen sind Pantopoden seltener; hier wurden nur wenige Exemplare von *Endeis spinosa* gefunden.

Bisher wurden nur wenige Untersuchungen zur Jahresrhythmik von Pantopoden durchgeführt. King & Jarvis (1970) und Jarvis & King (1978) führten Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie und zum Jahreszyklus an verschiedenen Arten durch. Die Ergebnisse sind, die Individuenzahlen betreffend, mit dieser Arbeit vergleichbar. Hooper (1980) erstellte den Jahresgang von *Parapallene avida* in Australien. Er beobachtete ein Maximum von adulten Tieren im Februar (Sommer) und ein Maximum von juvenilen Stadien im August (Winter). Diese Aussagen stimmen mit den Untersuchungen von Munilla (1980a) und mit meinen Ergebnissen zum Jahresgang von *Achelia echinata* und *Callipallene phantoma phantoma* überein. Das Ergebnis ist auch auf *Anoplodactylus pygmaeus* übertragbar; aufgrund der geringen Individuenzahl (n = 34) habe ich keine ausführliche Beschreibung des Jahresgangs dieser Art erstellt. Wenn man die übrigen Arbeiten von Munilla (1979, 1980b + c) dazu vergleicht (Jahresgang von *Ammothella uniunguiculata*, *Ammothella longipes*, *Tanystylum orbiculare*), erhält man das gleiche Resultat. Zusammenfassend kann man feststellen, daß die Zahl der adulten Tiere im Sommer (Juni—September) ihr Maximum erreicht, während das Maximum der juvenilen Tiere im Winter (Dezember—April) liegt. *Callipallene emaciata spectrum* bildet vermutlich zwei Generationen im Jahr aus: die Hauptfortpflanzungsphase liegt im Spätsommer und eine zweite im Frühjahr.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich für die mir gewährte Hilfe und Unterstützung bedanken. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. F. Krapp aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (Bonn) für seine Hilfe bei der Einarbeitung in die Determination der Pantopoden und für unzählige Diskussionen und Anleitungen zur Lösung wissenschaftlicher Probleme sowie für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und optischer Geräte. Des weiteren bedanke ich mich sehr herzlich bei den Mitarbeitern des Meeresbiologischen Institutes „Rudjer Boskovic" in Rovinj/Jugoslawien für ihre große Hilfe bei der Materialbeschaffung.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt einen Überblick über die Pantopodenfauna der Adria um Rovinj im Jahre 1984. 778 Exemplare von 7 Fundorten wurden determiniert und nach Reifegrad und Geschlecht geordnet. Die Bestimmung der 14 identifizierten Gattungen bzw. Arten folgte den Arbeiten von Stock (1952, 1968) und Krapp (1973, 1975, 1983). *Ammothella biunguiculata* und *Ammothella longioculata* sind Neunachweise für die Region um Rovinj. Anhand der Probenauswertung konnten Aussagen zur Phänologie von drei Pantopodenarten (*Achelia echinata*, *Callipallene phantoma phantoma*, *Callipallene emaciata spectrum*) getroffen werden.

Literatur

Dohrn, A. (1881): Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte 3: 1—252, 18 Taf.

Faraggiana, R. (1940): Pantopodi del Mare Ligure. — Boll. Mus. Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino (Ser. 3) 48 (112): 145—158.

Hooper, J. N. A. (1980): Some aspects of the reproductive biology of *Parapallene avida* Stock (Pycnogonida: Callipallenidae) from the northern New South Wales. — Aust. Zool. 20 (3): 473—483.

Jarvis, J. H. & P. E. King (1978): Reproductive biology of British pycnogonids (oogenesis and the reproductive cycle). — J. Linn. Soc. 63: 105—131.

King, P. E. & J. H. Jarvis (1970): Egg development in a littoral pycnogonid *Nymphon gracile*. — Mar. Biol. 7: 294—304.

Krapp, F. (1973): Pycnogonida from Pantelleria and Catania, Sicily. — Beaufortia 21 (277): 55—74.

— (1975): Bathyale und zirkalittorale Pantopoden (Pycnogonida) aus dem Adriatischen und Ligurischen Meer, mit *Callipallene acribica* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 26: 280—290.

— (1983): Pantopoden aus Nordwestafrika (Pycnogonida). — Bonn. zool. Beitr. 34: 405—416.

— & J. N. Kraeuter (1976): Additions to the Pycnogonida of Georgia. — Bonn. zool. Beitr. 27: 336—346.

Krapp-Schickel, G. & F. Krapp (1975): Quelques traits de l'écologie d'Amphipodes et de Pycnogonides provenant d'un îlot nord-adriatique. — Vie Milieu 25 (B): 1—31.

Munilla, T. L. (1979): Algunas etapas del ciclo anual de *Ammothella uniunguiculata* (Dohrn, 1881) (Pycnogonida). — Primer Simpisio de Bentos, San Sebastian, 406—411.

— (1980a): Desarrollo anual y reproduccion de *Achelia echinata* (Hodge, 1864) Pycnogonida). — Cahiers de Biologie Marine, 21: 115—121.

— (1980b): Algunas etapas del ciclo anual de *Tanystylum orbiculare*, Wilson, 1878. — Miscellania Zoológica, Barcelona, 6: 77—79.

— (1980c): Ciclo postlavario anual de *Ammothella longipes* (Hodge, 1864) (Pycnogonida). — Cahiers de Biologie Marine, 21: 1—9.

Riedl, R. (1963): Fauna und Flora der Adria. — Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 329—332.

Stock, J. H. (1952): Revision of the Eurepean representatives of the genus *Callipallene Flynn, 1929. — Beaufortia 13: 1*—14.

— (1958): Pycnogonida from the Mediterranean coast of Israel. — Bull. Res. Counc. of Israel, 7B: 137—142.

— (1968): Pycnogonides. Faune marine des Pyrénées-Orientales 6. Suppl. à Vie et Milieu 19 (1-A): 38.

Zavodnik, D. (1968): Beitrag zur Kenntnis der Asselspinnen (Pantopoda) der Umgebung von Rovinj (Nördl. Adria). — Thalassia jugoslavica 4: 45—53.

Sistiana Schüller, Institut für Biologie III, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 3/4	S. 297—300	Bonn, Dezember 1989

Buchbesprechungen

Remane, A., V. Storch & U. Welsch (1989): *Kurzes Lehrbuch der Zoologie.* 6. Auflage, XVI + 572 pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Unter den deutschsprachigen Einführungen in die allgemeine Zoologie haben sich seit Jahrzehnten im wesentlichen zwei Werke durchgesetzt, der berühmte „Kleine Kühn" (der heute als „Hadorn-Wehner" immer noch sehr populär ist) und das hier zu besprechende Werk, das nun wiederum in einer überarbeiteten neuen Auflage vorliegt. — Dem evolutionsbiologisch Interessierten fällt auf, daß leider auch in dieser Auflage auf diese wichtige Seite der Biologie nur marginal eingegangen wird. Einige Beispiele mögen dies erläutern: Unter dem Stichwort „Artbegriff" wird lediglich auf die taxonomische Seite eingegangen, eine Darstellung des „biologischen Artbegriffes" oder der „evolutionären Art" sucht man vergeblich. Die Behandlung der ökologischen Nische (als dem Wirkungsfeld einer Art) erscheint recht unkritisch — ein Hinweis auf die Günthersche, evolutionsbiologisch einwandfreie Definition des Begriffes wäre sicherlich verständnisfördernder. Die Einführung in die Grundlagen des phylogenetischen Systems der Organismen entbehrt des aus theoretischer wie methodischer Sicht wichtigen Hinweises auf „Synapomorphien", also den abgeleiteten, letztlich die Bildung von Monophyla begründenden Merkmalsausprägungen. — So nützlich der Remane-Storch-Welsch also für den Studienanfänger sein mag, so sehr wäre ihm zu wünschen, daß dieser Teil der Behandlung der organismischen Vielfalt und ihrer Grundbegriffe in einer der folgenden Auflagen grundlegend überarbeitet würde. Dabei wäre es dann auch an der Zeit, im systematischen Teil durch den Fortschritt der Erkenntnisse überholte Großgruppen wie die der „Protostomia" aufzugeben.

C. Naumann

Zupanc, G. K. H. (Hrsg.), (1988): *Praktische Verhaltensbiologie.* 274 S. mit 109 Abb. und 17 Tab. Paul Parey, Berlin u. Hamburg.

Es existieren bereits Handbücher, speziellere Werke zur Verhaltensbiologie einzelner Tierformen oder auch Loseblattsammlungen zu diesem Thema, jedoch erscheint mir dieses Buch in besonderer Weise für die Unterrichtsvorbereitung mit Schülern und auch Studenten geeignet. Dem Herausgeber ist es gelungen, außerordentlich kompetente Fachwissenschaftler für die Erarbeitung der einzelnen Kapitel zu gewinnen. Die Beiträge zeichnen sich durch einen formal einheitlichen Aufbau und eine gute Lesbarkeit aus. Die Versuchsanordnungen sind klar beschrieben und erfordern nur in wenigen Fällen mehr, als eine gute Schulausstattung zu bieten vermag. Eine detaillierte Materialliste ist jeweils angegeben. Begrüßenswert ist die Einheit von theoretischen Grundlagen und Versuch. Die Darstellung auch komplizierter Sachverhalte ist gelungen und trägt wesentlich zum Verständnis der Versuchsergebnisse bei. Diese sind hilfsweise angegeben, wobei jedoch gleichzeitig auf die Möglichkeit anderer Versuchsausgänge hingewiesen wird. In diesem Zusammenhang werden auch Fragestellungen zu weiterer Arbeit mit den betreffenden Tieren erörtert und als Seminarthemen formuliert. Die intensive Beschäftigung mit der Ethologie von Tieren wird Lehrern, Schülern und Studenten durch umfangreiche Literaturangaben erleichtert. Die Mitarbeiter der einzelnen Kapitel weisen aber korrekterweise auf die Grenzen der Aussagekraft der Ergebnisse hin, bedingt durch die teilweise vereinfachten Versuchsanordnungen. Den Einzelkapiteln vorangestellt ist ein Abschnitt zur Biologie der untersuchten Tiere und zu ihrer artgerechten, ethischen Grundsätzen und Naturschutzgesetzen entsprechenden Haltung. Den Abschluß bildet eine Diskussion verschiedener statistischer Auswertungsmöglichkeiten von Versuchsergebnissen. Ein Abschnitt mit Hinweisen auf Wettbewerbe für junge Forscher rundet das Buch ab.

Kl.-R. Hasenkamp

Bayerisches Landesamt für Umweltschutz (Hrsg.), (1988): *Beiträge zum Artenschutz 7. Naturschutz in der Kulturlandschaft.* 270 S., zahlr. Abb. und Tab. Schr.-R. Bayer. Landesamt Umweltschutz H. 84. München.

Der vorliegende Band umfaßt 18 Beiträge vorwiegend zum Thema Naturschutz in der Agrarlandschaft. Nach einem einleitenden Beitrag der Herausgeber folgt eine hervorragende Analyse der Möglichkeiten, die sich dem Naturschutz durch die Extensivierungen in der Landwirtschaft bieten (Hampicke: Extensivierung der Landwirtschaft für den Naturschutz — Ziele, Rahmenbedingungen und Maßnahmen). Der Autor befürwortet zunächst die Strategie der Trennung von Naturschutzflächen und Agrarflächen (Segregation), denn wegen des möglichen Verlustes von Arten durch Aussterben sei der Schutz von Restpopulationen gefährdeter Arten vordringlich, jedoch bei integrativen Strategien unmöglich. Bei seinen Betrachtungen bezieht Hampicke die ökonomischen und ökologischen Rahmenbedingungen für Naturschutz in der Agrarlandschaft ein und belegt damit, daß Extensivierung allein zur Erhaltung von Arten- und Biotopvielfalt in der Landwirtschaft nicht ausreicht, selbst wenn die vielleicht 10—20 % Nutzungsrücknahme vollständig und optimal vom Naturschutz genutzt werden könnten. Es folgen drei allgemeinere Beiträge zur Landschaftsplanung und Bewertung und schließlich eine Reihe von Berichten über ökologische Einzeluntersuchungen auf extensiv genutzten Flächen und deren Bedeutung für den Arten- und Biotopschutz. In ihnen findet sich eine Fülle wichtiger Informationen, beispielsweise daß Streuobstwiesen nicht nur durch direkte Vernichtung, sondern heute auch durch Überalterung gefährdet sind (Reich: Streuobstwiesen und ihre Bedeutung für den Artenschutz), oder daß 90 % der Teiche in Mittel- und Oberfranken für den Naturschutz wertlos sind (Franke: Die Bedeutung von extensiv genutzten Teichen für die Pflanzenwelt — am Beispiel des fränkischen Teichgebietes). Die sechs letzten Beiträge des Heftes widmen sich dem Bayerischen Ackerrandstreifenprogramm und seinen Ergebnissen.

P. Boye

Pflumm, W. (1989): *Biologie der Säugetiere.* Pareys Studientexte 66. 565 S., 413 Abb., 4 Tab. Parey, Berlin & Hamburg.

Der Verfasser, Professor für Biologie an der Universität Kaiserslautern, konstatiert in seinem Vorwort, daß die Säugetierkunde im Zeitalter der Molekularbiologie und Biochemie nicht an allen deutschsprachigen akademischen Ausbildungsstätten den Stellenwert hat, der ihr zukommt. Da es nach seiner und des Verlages Ansicht an einer geeigneten Darstellung fehlte, wurde dieses neue Buch geschrieben. Es imponiert zunächst durch seinen Umfang von 565 Seiten, für deren Gliederung allein 11 Seiten Inhaltsverzeichnis nötig waren. Der Text ist in viele meist kleine Kapitelchen gegliedert und durch Abbildungen reichlich illustriert. Unter „Biologie" versteht der Verfasser praktisch alles, was an Informationen über Säugetiere vorliegt. Das Buch beginnt mit Ausführungen zum Körperbau, betrachtet dann Energiewechsel, Wärmehaushalt, Strukturen und anderen Funktionen, dann Fortpflanzung, Jungenaufzucht, Anpassungen an verschiedene Lebensräume, den Komplex Gehirn — Sinne — Verhalten, Nahrungserwerb und Verarbeitung der Nahrung, Evolution und endet mit einer Übersicht über das System der rezenten Säugetiere. Indices und sehr nützliche Erklärungen zoologischer Fachwörter bilden das Ende des Werkes.

Der Anspruch des Verfassers ist monumental, und der nötige Arbeitsaufwand war sicher enorm. Das Resultat kann aber leider keine uneingeschränkte Anerkennung erfahren, auch wenn das Buch im Unterricht an Gymnasien und Hochschulen sicher seinen Platz finden wird. Die Vielfalt der Beispiele und die etwas lockere Aufbereitung des Textes werden diesem Zweck förderlich sein.

Der Säugetierkundler aber wird sich gleich über die eigenwillige Nomenklatur wundern. Die deutschen Namen der Säugetiere wurden weitgehend von „Grzimeks Tierleben" übernommen, wo Insektenfresser Insektenesser und Raubtiere Reißtiere sind. Diese bisher nicht allgemein akzeptierte Nomenklatur wird aber nicht konsequent angewandt, denn die Urraubsaurier (Pelycosauria) dürfen ihren Namen behalten und werden nicht zu „Urreißsauriern", und auch aus den Stinktieren werden keine „Dufttiere", was wohl konsequent wäre. Im wissenschaftlichen System überrascht die Verwendung des Terminus „Choriata" für die als Eutheria bekannte Unterklasse, ohne daß dargelegt würde, warum und ob dieser Name Priorität nach den Regeln der Zoologischen Nomenklatur besitzt; nur in der Danksagung wird erwähnt, daß Haeckel ihn schon verwendet habe. In einem Lehrbuch sollten Namensänderungen aber nicht ohne Grund vorgenommen werden.

Der Versuch, die Vielfalt der Befunde in möglichst kurze und klare „Lehrbuchsätze" zu fassen, führte in mehreren Fällen zu unzulässigen Verallgemeinerungen („Die baumlebenden Beuteltiere sehen affenähnlich aus", S. 430). Andere Aussagen sind schlichtweg falsch; so wird der Schlitzrüßler (*Solenodon paradoxus*) als der „größte rezente Insektenesser" bezeichnet, tatsächlich ist aber *Echinosorex gymnurus* der größte und *Tenrec ecaudatus* der schwerste Insektivor. Ebenso fällt auf, daß viele neue Ergebnisse der Säugetierkunde nicht berücksichtigt sind. So werden beispielsweise die Schliefer immer noch als Verwandte der Sirenen und Elefanten bezeichnet, obwohl sie nach heutiger Auffassung den Pferden, Tapiren und Nashörnern viel näher stehen. Das ist insofern verwunderlich, als im selben Verlag die „Zeitschrift für Säugetierkunde" erscheint, in der viele der neueren Forschungsergebnisse nachzulesen sind. Es wäre besser gewesen, wenn das Manuskript vor dem Druck einem Säugetierspezialisten vorgelegt worden wäre. Das letzte Kompendium zur Biologie der Säugetiere kann und wird dieses Buch daher nicht bleiben.

R. Hutterer

Ornithologen Kalender '90, Jahrbuch für Vogelkunde und Vogelschutz. Redaktion: E. Bezzel, H.-W. Helb & K. Witt. 272 S. Aula, Wiesbaden.

Dieses kleine Taschenbuch ist mittlerweile eine nützliche Einrichtung geworden. Es informiert in verständlicher Sprache über neue Ergebnisse der Ornithologie und enthält nützliche Adressen, Artenlisten und vieles mehr.

R. Hutterer

Glandt, D., & W. Bischoff (Hrsg.), (1988): *Biologie und Schutz der Zauneidechse (Lacerta agilis)*. Mertensiella 1, 260 S., 20 Farb-, 47 Schwarzweißfotos, 63 Zeichnungen, zahlreiche Tabellen.

Monographische Bearbeitungen einheimischer Amphibien- und Reptilienarten fehlten bis vor kurzem fast ganz — wenn man von verschiedenen Bänden der Neuen Brehm-Bücherei absieht. Dabei ist der Wert solcher Bearbeitungen einzelner Arten unter verschiedenen Aspekten unbestritten. Eine sinnvolle Möglichkeit, dieses Manko auszugleichen, wurde durch die Veranstaltung entsprechender Symposien und die anschließende Herausgabe eines Tagungsbandes gefunden. Den Anfang machte Günther (1979) mit seinem Wasserfrosch-Symposium, welches kürzlich eine aktuelle Ergänzung erfuhr (Günther & Klewen 1988). Das Biologische Institut Metelen veranstaltete vor einigen Jahren ein Moorfrosch-Symposium (Glandt & Podloucky 1987), dem es im Februar 1988 ein Symposium zur Biologie und zum Schutz der Zauneidechse folgen ließ. Im Gegensatz zum Moorfrosch-Symposium erschien der Tagungsband zum Zauneidechsen-Symposium sehr zügig, und zwar als erster Band einer neuartigen, von der DGHT herausgegebenen Supplement-Reihe zu „Salamandra", welche „Mertensiella" benannt wurde.

Der Band enthält 22 Einzelbeiträge, in deren themenmäßiger Zuordnung sich der Schwerpunkt von Symposium und Buch ausdrückt: drei systematisch-morphologische, drei reproduktionsbiologische und 16 ökologische (meist unter Behandlung schutzrelevanter Aspekte), die auf regionalen Untersuchungen aus einem großen Teil des europäischen Verbreitungsgebiets fußen (Schweden, England, Niederlande, Nord- und Süddeutschland, Schweiz, Österreich und Ungarn). Entsprechend der internationalen Teilnehmerschaft sind neun dieser 16 Artikel in englischer Sprache abgefaßt. Um diesen Zweisprachen-Kompromiß sowohl den deutschsprachigen wie den fremdsprachigen Lesern schmackhaft zu machen, sind Bildlegenden und Zusammenfassungen in der jeweils anderen Sprache beigefügt worden. Letztere hätte man sich jedoch etwas ausführlicher, die englischen zudem sprachlich besser gewünscht.

Länge und Informationsgehalt der Beiträge sind sehr unterschiedlich, von einer zwanzigseitigen Einführung in die geographische Variabilität der Art, einschließlich ihres asiatischen Verbreitungsgebiets (Bischoff) und einer sehr detaillierten Übersicht über Verbreitung und Ökologie der Zauneidechse in Niedersachsen (Podloucky) bis zu einem trivialen, unbebilderten Dreiseiter über Sonnenscheindauer und Rückgang der Zauneidechse in Nordengland (Langton). Interessant ist der Vergleich der Untersuchungen zur Ökologie der Zauneidechse aus dem Norden ihres Verbreitungsgebiets (England, Schweden, Niederlande, Norddeutschland) mit denen aus südlicheren Regionen. Die im Norden stenöke, auf sandige Heideflächen und ähnliche Reptilien-Gunsträume beschränkte Art ist im Süden häufig und besiedelt dort die unterschiedlichsten, auch suboptimal erscheinenden Biotope. Dieser Kontrast spiegelt sich natürlich auch im jeweiligen Bedrohungsgrad und im Katalog der Schutzmaßnahmen, die die einzelnen Autoren vorschlagen, wider. Groß war der Informationsgewinn des Rezensenten weiterhin auf dem Gebiet der Eientwicklung, mit dem sich neben einer Arbeit über die Feinstruktur der Eischalen (Greven) vor allem zwei Arbeiten von Rykena befassen. Insbesondere die Beobachtung, daß Eier der nordwestlichen Unterarten deutlich kürzere Eizeitigungsdauern haben als solche der südöstlichen, verdient Beachtung. Diese und andere Gesichtspunkte werden von H. Hartung und A. Koch in einer Zusammenfassung der Diskussionsbeiträge am Schluß des Bandes übersichtlich aufbereitet.

Hervorzuheben ist noch die gute Druckqualität des Bandes; auch die Farbabbildungen (einige allerdings viel zu klein) tragen zum positiven Gesamteindruck bei. Der neuen Reihe „Mertensiella" ist eine erfolgreiche Zukunft zu wünschen.

Glandt, D. & R. Podloucky (Hrsg.), (1987): Der Moorfrosch — Metelener Artenschutzsymposium. — Beih. Schriftenr. Naturschutz u. Landschaftspfl. Niedersachsen (Hannover) 19: 1—161.

Günther, R. (Hrsg.), (1979): International symposium on evolutionary genetics and ecology of the European water frogs. — Mitt. zool. Mus. Berlin 55 (1): 1—229, pl. I—XII.

Günther, R. & R. Klewen (1988): Beiträge zur Biologie und Bibliographie (1960—1987) der europäischen Wasserfrösche. — Jb. Feldherpetol., Beih. 1: 1—200. Duisburg.

U. Joger

Wachmann, E. (1989): *Wanzen beobachten — kennenlernen.* 274 S., 359 Abb., davon 344 farbig. Neumann-Neudamm, Melsungen.

Wanzen besiedeln fast alle Lebensräume Mitteleuropas, besitzen zum Teil ökologischen Zeigerwert und sind von ansprechend schöner bis faszinierend skurriler Gestalt. Um so erstaunlicher ist es, daß dieser Insektengruppe erst jetzt ein eigener Feldführer gewidmet wurde. Das vorliegende Buch behandelt nur die häufigsten und auffälligsten Arten Mitteleuropas und des westlichen Mittelmeergebietes. Alle Arten werden durch hervorragende Farbfotos illustriert, die fast alle der Autor aufgenommen hat. Die Tiere sind in der Regel in Dorsalansicht zu sehen, wodurch die Bestimmung nach ihrem Färbungsmuster und der Vergleich untereinander möglich ist. Erleichtert wird die Bestimmung auch durch einen vorangestellten Schlüssel zu den heimischen Wanzenfamilien, die zusätzlich noch einmal in einer systematischen Übersicht mit ihren im Führer behandelten Vertretern aufgelistet sind. Das Buch wird abgerundet durch einen umfangreichen allgemeinen Teil, der über die Verwandtschaft, Morphologie, Biologie, Ethologie und Gefährdung der Wanzen informiert sowie zur Haltung, Beobachtung und Fotografie der Tiere anregt. Wenn Wanzen in Zukunft mehr Interesse bei Feldbiologen, Ökologen und Naturschützern finden werden, dann wird das sicherlich auch das Verdienst dieser Neuerscheinung gewesen sein.

P. Boye

Tautz, J. (1989): *Medienbewegungen in der Sinneswelt der Arthropoden. Fallstudien zu einer Sinnesökologie.* Information processing in animals (edit. by M. Lindauer), vol. 6 [Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, 1989]. 59 S., 35 Abb. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, New York.

Anhand zweier Fallstudien wird eine äußerst gelungene Einführung in Aufgaben und Zielsetzungen der Sinnesökologie gegeben. Eine knappe Einführung beleuchtet zunächst die physikalischen Grundlagen der Medienbewegung (Medienoszillation, Nahfeldoszillation). Sodann wird am Beispiel der Flugfeinderkennungsmechanismen der Schmetterlingsraupen ein Beispiel aus dem Medium „Luft" gegeben, dem sich sodann die „Nahfeldrezeption beim Flußkrebs" als Fallstudie aus dem aquatischen Milieu anschließt. — Der Text ist flüssig, aber präzise formuliert und exzellent illustriert. Das Buch ist als Einführung in das interessante Gebiet der Sinnesökologie hervorragend geeignet und kann Anfängern und Fortgeschrittenen bestens empfohlen werden.

C. Naumann

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
— & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 40, Heft 3—4, 1989

INHALT

Superspecies in the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae)
A. Tye 165

Die Vogelbeschreibungen Georg Markgrafs in der Historia Naturalis Brasiliae
A. Herrmann 183

Der Goldschakal, *Canis aureus* (Linnaeus, 1758), in Österreich
M. Hoi-Leitner & E. Kraus 197

Die Beute einer Hauskatze (*Felis catus*) aus 10 Jahren
F. Frank † & B. Loos-Frank 205

Zur Scheckung des Hausschafes
E. von Lehmann 217

New records of small mammals from Jordan
P. J. J. Bates & D. L. Harrison 223

Taxonomic review of *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758 (Rodentia, Arvicolidae) in the Iberian Peninsula
J. Ventura & J. Gosálbez 227

The correct name, species diagnosis, and distribution of the Sicilian shrew
P. Vogel, R. Hutterer & M. Sarà 243

A taxonomic review of the *Dipsadoboa duchesnei* complex
J. B. Rasmussen 249

A new Canarian lizard subspecies from Hierro Island (Canarian Archipelago)
L. F. López-Jurado 265

Three new species of the genus *Myrsidea* Waterston (Mallophaga, Menoponidae) parasitic on African shrikes (Aves, Laniidae)
H. F. Klockenhoff † & J. Tendeiro 273

Die Pantopodenfauna von Rovinj (Nördliche Adria) und der Jahreszyklus einiger Arten
S. Schüller 285

Buchbesprechungen 297

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

AMERICAN BINDERY-EAST
1992

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3598